VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЗЯБЛИКА



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
ZOOLOGICAL INSTITUTE

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
Vol. 90

POPULATION ECOLOGY OF THE CHAFFINCH (FRINGILLA COELEBS)

Edited by V. R. DOLNIK



LENINGRAD
«N A U K A»
LENINGRAD BRANCH
1 9 8 2

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 90

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЗЯБЛИКА

Под редакцией В. Р. ДОЛЬНИКА



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

УДК 577.484 : 598.826.1

Популяционная экология зяблика. [В. Р. Дольник, Н. В. Виноградова, В. М. Гаврилов, Т. В. Дольник, Т. А. Ильина, Д. С. Люлеева, В. А. Паевский, Л. В. Соколов, М. Е. Шумаков и М. Л. Яблонкевич]. — Л.: Наука, 1982. — 302 с. — (Труды ЗИН АН СССР, т. 90).

Двадцать лет интенсивного полевого и экспериментального изучения процветающей популяции зябликов на Куршской косе позволили с исключительной подробностью количественно охарактеризовать поведение, физиологию, энергетику, демографию этого одного из самых массовых видов птиц Европы. Последовательно рассмотрены особенности питания, энергетического метаболизма, размножения, роста и развития, гнездового поведения, линьки, миграций и зимовок, плотность популяции и ее изменения. Каждый раздел завершают уравнения, позволяющие рассчитывать соответствующие параметры для зябликов иных популяций на основе массы тела, температуры среды и учетов численности; во многих случаях приведены уравнения, пригодные и для других видов воробьиных птиц, в частности вьюрковых. Построены модели потоков энергий через модельную популяцию на основе большого набора прямых измерений. Полученные значения сравниваются с теми, которые дают обобщенные модели, широко используемые при оценке роли птиц в экосистемах. Лит. — 246 назв., ил. — 100, табл. — 70.

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

А. Н. Световидов (редактор серии), *Я. И. Старобогатов* (зам. редактора), *И. С. Даревский*, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *Л. А. Кутикова*, *В. А. Тряпицин*, |*К. А. Юдин*|

Рецензенты:

Э. Н. Голованова, *В. М. Лоскот*

Editor-in-chief

O. A. Skarlato

Editorial board:

A. N. Svetovidov (editor of series), *Ya. I. Starobogatov*, *I. S. Darevsky*, *V. A. Zaslavsky*, *I. M. Kerzhner*, *L. A. Kutikova*, *V. A. Trjapitzin*, |*K. A. Yudin*|

П $\frac{2005000000\text{-}537}{055(02)\text{-}82}$ 464-82, кн. 2

© Издательство «Наука», 1982 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Повышение точности и надежности популяционно-экологических исследований достигается не только путем разработки моделей, применимых к разным видам, но и тщательным изучением экологии отдельных видов, позволяющим проверять применимость моделей, а также порождающим новые идеи и методы.

Данная монография посвящена экологии зяблика (*Fringilla coelebs* L.) — самой массовой птицы лесной зоны Европы, изучавшейся нами в центре ареала этого процветающего вида, на Куршской косе Балтийского моря. Выбор объекта и места исследования определялся не только доминантным положением зяблика в орнитофауне Европы, но и тем, что этот вид в течение двадцати лет был модельным объектом большой серии работ Биологической станции Зоологического института АН СССР. На нем разрабатывались и применялись новые полевые и экспериментальные методы массового отлова, кольцевания, прижизненного анализа, изучения демографии, биоэнергетики, ориентации, фотопериодизма, суточных ритмов, годовых циклов, эндокринологии и биохимии. Эти исследования постепенно сделали зяблика наиболее разносторонне изученным видом в Европе и наряду с беловенечной зонотрихией, *Zonotrichia leucophrys*, одним из наиболее изученных в мире.

С 1958 по 1977 г. на Куршской косе было окольцовано 316 998 местных и пролетных зябликов, получено 1204 сообщения об их дальних находках, 2105 зябликов было повторно поймано и обследовано на Куршской косе через год и более (вплоть до 11 лет), и 3198 птиц было повторно поймано и обследовано в тот же сезон. Более 100 000 зябликов при поимках было прижизненно обследовано в отношении размеров, массы тела, жирности, линьки, стадии половой активности. За эти годы было обнаружено 2297 гнезд зяблика, окольцовано 2695 птенцов, из которых 494 отлавливались вновь в тот же и последующие годы. Несколько тысяч птиц (суммарно за все годы) круглогодично содержались в вольерах, на них изучали годовые и суточные циклы энергетики,

линьки, миграционного состояния, разных форм активности, ориентации и биохимических процессов.

При такой благоприятной ситуации мы получили уникальную возможность дать анализ биологии и экологии одной популяции весьма разносторонне, строго количественно и с разрешающей способностью, недоступной в других случаях. На примере этой популяции можно было проверить эффективность разных методов экологических оценок и расчетов, разработанных в условиях недостатка информации. Авторы стремились не просто создать монографию о зяблике в условиях Куршской косы. В большей степени эта монография — исследование методов и принципов современной экологии, исследование возможностей новых количественных подходов к изучению биологии птиц.

Экологию даже одной популяции можно изучать без конца по все новым и новым параметрам. Если же мы находим между ее характеристиками жесткие связи, число обязательных для изучения параметров сокращается, а многие традиционно считающиеся важными признаки просто рассчитываются с точностью, не меньшей, чем дает их прямое изучение.

Далеко не все, что известно нам о биологии, экологии и физиологии зяблика изложено в настоящей монографии. Многие материалы не приведены, поскольку они не обязательны для решения основной задачи этой книги, а другие в полном объеме изложены в иных публикациях сотрудников Биологической станции (список работ вплоть до 1976 г. см.: Алимов и др., 1976).

Необходимость большого числа реципрокных ссылок определила метод цитирования глав, при котором каждая глава имеет порядковый номер, а разделы внутри нее — свою нумерацию.

За шкалу времени принято деление года на пентады согласно рекомендации по стандартизации европейской орнитологии (Flegg, Zink, 1973). В году 73 пятидневки (начиная с 1 января), причем двенадцатая из них приходится на 25 февраля—1 марта включительно независимо от числа дней в феврале. Декады месяцев построены на основе удвоения пентад начиная с 1 января.

Фотографии сделаны Т. А. Ильиной, В. А. Паевским и М. Е. Шумаковым, рисунки поз зябликов выполнены В. Р. Дольником и К. В. Большаковым. Авторы глав коллективной монографии указаны в оглавлении.

Неоднократно отмечалось, что переход на Международную систему единиц (SI) для экологов и биоэнергетиков животных сопряжен с определенными потерями наглядности приводимых данных по калорийности, метаболизму и продукции в дж и вт сравнительно с ранее принятыми кал, кал/ч, кал/сут и кал/год, поскольку энергетические процессы у животных имеют естественную периодичность как астрономическую (сутки, год), так и собственную

(продолжительность жизни, период репродукции, цикл и т. п.). В настоящей монографии все данные по энергетике касаются именно таких периодов, системой SI не передаваемых. По этой причине и для упрощения сравнимости наших данных с обильным материалом по другим видам мы сочли возможным сохранить отнесение энергии и мощности к естественным временным периодам, что требует оставить в качестве единицы килокалорию. Ниже приводятся переводные коэффициенты для облегчения перехода от принятых в книге биоэнергетических единиц к единицам системы SI.

Энергия

1 кал	=4.187 дж	=0.004187 кдж
1 ккал	=4.187 кдж	=4187 дж
1 дж	=0.239 кал	=0.000239 ккал
1 кдж	=0.239 ккал	=239 кал

Мощность

1 кал/ч	=0.001163 вт	=1.163 мвт
1 кал/сут	=0.0000485 вт	=0.0485 мвт
1 ккал/ч	=1.163 вт	=1163 мвт
1 ккал/сут	=0.0485 вт	=48.5 мвт
1 ккал/год	=0.0001329 вт	=0.1329 мвт
1 вт	=859.8 кал/ч	=0.860 ккал/ч=20.62 ккал/сут =7526.3 ккал/год
1 мвт	=0.860 кал/ч	=20.62 кал/сут=7526.3 кал/год

Теплоотдача

1 кал/ч·° C	=0.001163 вт·° C^{-1}	=1.163 мвт·° C^{-1}
1 ккал/сут·° C	=0.0485 вт·° C^{-1}	

Биомасса, продукция

1 ккал/$км^2$·сут	=4187 дж·$(км^2)^{-1}$
1 ккал/$км^2$·год	=11.47 дж·$(км^2)^{-1}$

ОСОБЕННОСТИ МОДЕЛЬНОГО ВИДА, МЕСТА И МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ (ВВЕДЕНИЕ)

MAIN OUTLINES OF THE MODEL SPECIES, TERRITORY AND METHODS OF INVESTIGATIONS (INTRODUCTION)

ABSTRACT

1. Biological Station of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences, from 1958 studied in field and experimentally several problems of the chaffinch ecology (population dynamics, bioenergetics, breeding, moult, migration and behaviour).

2. 316 998 chaffinches were banded, 5300 birds were retrapped and 1204 ones were recovered. Body mass, fat deposition, moult and reproductive stage were examined in more than 100 000 chaffinches, 2297 nests of this species were monitored.

3. The monitored cohort consisted of approximately 1000 adult chaffinches with breeding density 218 pairs per 1 km^2.

4. Efficiency of retrapping is 1 : 3.2 for local native chaffinches and 1 17.6 for whole population of Kurische Nehrung.

Модельный объект наших исследований — зяблик (*Fringilla c. coelebs* L.) — один из самых массовых видов птиц Европы, пластичный по своей экологии. Особенности мест обитания оказывают сильное влияние на биологию этого вида. Поэтому необходимо прежде всего охарактеризовать территорию, на которой обитает изучаемая нами популяция.

0.1. МЕСТО ИССЛЕДОВАНИЯ

Куршская коса — узкая полоса суши, длиной 97 км, шириной от 0.7 до 3.7 км, отделяющая Куршский залив от Балтийского моря (рис. 1). Коса вытянута в направлении с северо-востока на юго-запад, что совпадает с основным направлением перелета птиц в Прибалтике. С севера она отрезана от материка проливом, соединяющим залив с морем. Коса служит трассой исключительно

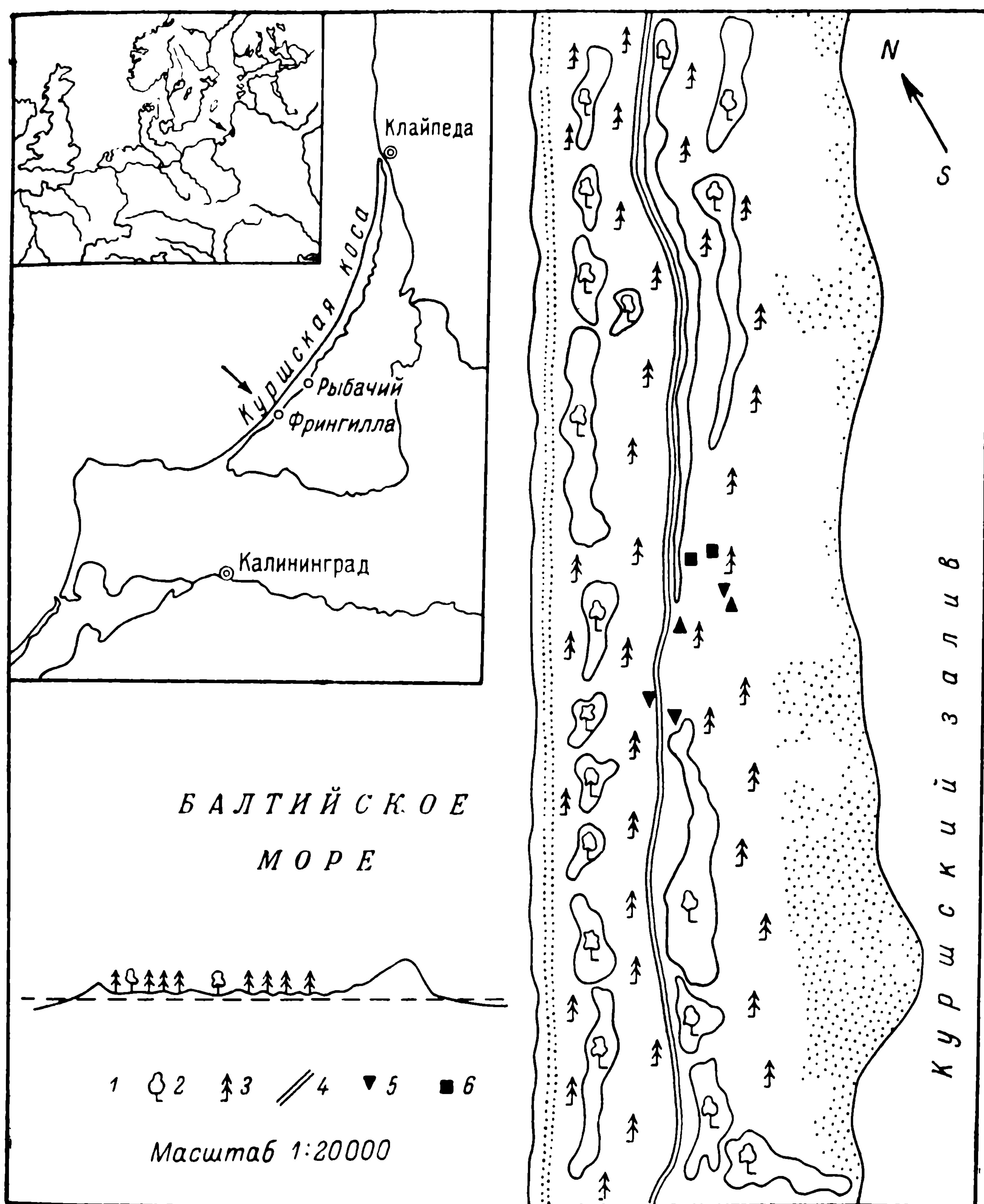


Рис. 1. Схематическая карта исследуемой территории вокруг полевого стационара «Фрингилла».

1 — дюны; *2* — лиственные рощи; *3* — сосновые леса посадок разных лет; *4* — шоссе; *5* — ловушки; *6* — строения полевого стационара.

Sketch-map of study area around the camp «Fringilla».

1 — bald dunes; *2* — deciduous groves; *3* — pine plantations of various ages; *4* — highroad; *5* — traps; *6* — camp buildings.

мощного пролета многих видов птиц и в первую очередь зяблика; в гнездовой период плотно заселена птицами; гнездовая плотность зяблика очень велика. Берег со стороны залива образован огромными (до 60 м в высоту) песчаными дюнами, на большей своей части лишенными растительности. Постоянное перемещение и зарастание песков на протяжении столетий и даже десятилетий меняло облик косы. Закрепление дюнных песков искусственными лесопосадками проводилось издавна и продолжается до сих пор.

В настоящее время на Куршской косе выделяют (Ниценко, 1968, 1969) следующие основные типы растительности: редкотравья первых фаз зарастания песков, ивнячки (Salix arenosa), березняки, черноольшанники, водные и прибрежные высокотравья, искусственные посадки ивняков (S. acutifolia, S. daphnoides), сосняки из горной сосны (Pinus montana), мелкие сосняки из обыкновенной сосны (P. silvestris) посадок последних двух десятилетий и в возрасте 30—70 лет, наконец, старые елово-сосновые леса кислично-чернично-орляковой группы, а также ельники из обыкновенной (Picea abies) и канадской (P. canadensis) ели.

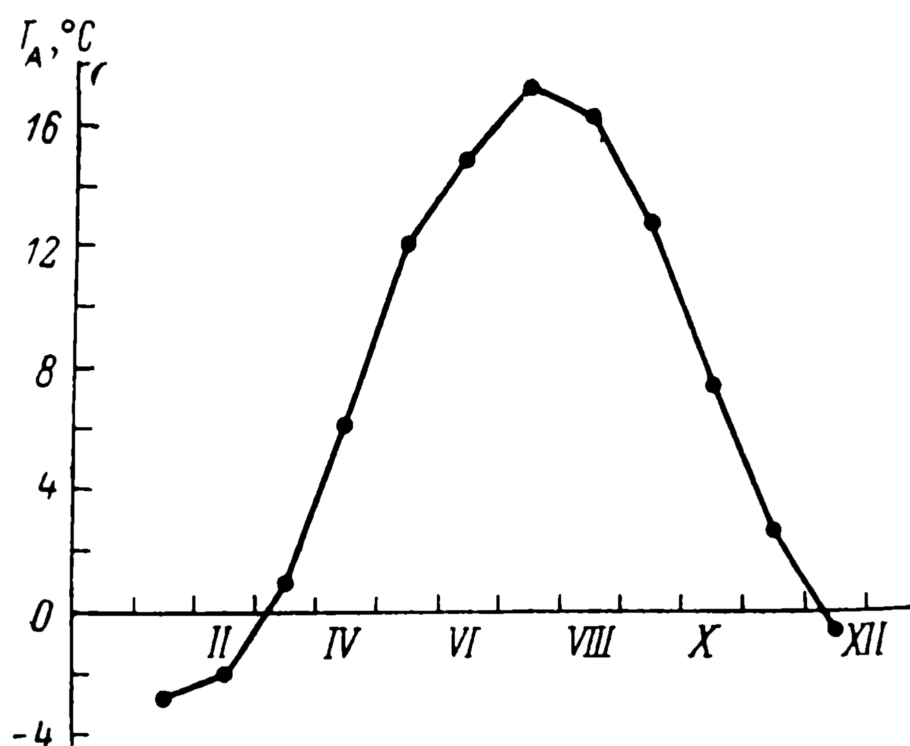


Рис. 2. Среднемесячные температуры воздуха в районе исследования.

Average monthly ambient temperatures in the study area.

Климатические условия на Куршской косе заметно отличаются от таковых близлежащих материковых районов: весной там холоднее и более влажно, чем на прилежащем материке, летом прохладнее, а осенью теплее. Фенологические события на косе отстают от соответствующих событий на материке на 7—10 сут. Средние многолетние температуры воздуха представлены на рис. 2.

Приблизительно 30 тыс. зябликов, населяющих всю Куршскую косу, можно рассматривать как отдельную популяцию. Довольно стабильная численность (см. раздел 9.7), возвращение для гнездования на косе не менее чем 94% выживших молодых (см. 11.2.2) и дисперсия не более 6% молодых особей в сочетании с почти островной изолированностью поддерживают такое заключение.

В разные годы исследования проводились на нескольких участках косы, но основные работы со свободноживущими зябликами в течение 20 лет велись на полевом стационаре «Фрингилла», расположенном в 12 км южнее пос. Рыбачий (рис. 1). В первые годы работы эта территория представляла собой преимущественно песчаные участки с булавоносцево-букашниковым разнотравьем, ивовыми кустами, посадками обыкновенной сосны в возрасте 4—







Рис. 3. Наиболее типичный биотоп на исследуемой территории. Одно и то же место в 1960 г. (*I*), в 1968 г. (*II*) и в 1977 г. (*III*).

The most characteristic biotope in the study area. The same place in 1960 (*I*), in 1968 (*II*) and in 1977 (*III*).

6 лет, отдельными березовыми колками, черноольшанниками (в понижениях), низкорослыми зарослями горной сосны. Уже к 70-м гг. сосновые посадки, достигшие высоты 2.5—3.5 м, составили основную формацию насаждений (рис. 3).

0.2. ОСНОВНОЙ МЕТОД КОНТРОЛЯ ПОПУЛЯЦИИ

Отлов птиц, в том числе и зябликов, на косе производился стационарными Рыбачинскими ловушками. Первоначально созданная на Биологической станции ЗИН АН СССР Рыбачинская ловушка получила широкое распространение в СССР при стационарных исследованиях миграции птиц путем кольцевания и прижизненного анализа. Подробное описание ловушки приведено в статье Дольника и Паевского (1976б). Отлов Рыбачинскими ловушками наименее травмирует птиц и объективно регистрирует передвижения разных половых и возрастных групп. Ловушки (до 5 ежегодно, 2—3 в один сезон) работают на протяжении 7 мес в году (с апреля по ноябрь). Расположение ловушек на стационаре «Фрингилла» показано на рис. 1.

Зяблики совершенно не боятся ловушек, одни и те же особи заходят в них неоднократно (от 2 до 26 раз в течение ряда последовательных лет) и даже гнездятся внутри ловушек (6 случаев гнездования). Пойманных птиц, помимо кольцевания (в том числе и цветными метками), подвергают прижизненному анализу (подробнее см.: Виноградова и др., 1976; Дольник, 1976б). Полученные данные позволяют изучать сезонные и суточные изменения состояния свободноживущих зябликов, прослеживать изменения состояния одних и тех же особей. В летний период осуществляется поиск гнезд, кольцевание птенцов на гнездах, изучается гнездовая биология.

0.3. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ПИТАНИЯ ЗЯБЛИКОВ НА КУРШСКОЙ КОСЕ

Древесно-кустарниковая растительность на большей части косы образована в результате искусственных посадок и включает много интродуцированных видов растений. На косе полностью отсутствуют сельскохозяйственные угодья с их набором культурных растений и сорняков. Поэтому, хотя ландшафтно Куршская коса напоминает дендрарий, набор растительных кормов на ней менее антропогенизированный, чем в других, не столь подвергнутых антропогенному преобразованию, ландшафтах Европы. На Куршской косе зяблики кормятся семенами деревьев и лесных трав, т. е. по своему питанию весной и осенью набор кормов в этом месте напоминает набор кормов в лесах Европы до развития земледелия 3 тыс. лет назад.

Вторая особенность питания зяблика на Куршской косе — преобладание в животной пище в летний период хирономид, которые в чрезвычайном изобилии выплаживаются и вылетают из вод Куршского залива.

0.4. РАЗМЕРЫ КОНТРОЛИРУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ, ЭФФЕКТИВНОСТЬ КОНТРОЛЯ И ЧИСЛЕННОСТЬ ИССЛЕДУЕМОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Существуют субъективная и объективная причины того, что размер контролируемой территории требует специального анализа. Исходно границы территории стационарных исследований определены (рис. 1): с востока краем примыкающих голых дюн, с запада морским пляжем и приморской авандюной (расстояние между ними 770 м), с севера и юга она ограничена просеками и имеет длину 8 км. В центре этой территории расположены строения стационара и ловушки, ведется поиск гнезд, кольцевание птиц на гнездах, осмотр встречаемых птиц на предмет наличия у них цветных колец и т. п. Однако эффективность этой работы неизбежно снижается от центра территории к периферии. Это субъективная причина неполноты контроля на исследуемой территории. Большое количество местных птиц отлавливают для кольцевания и повторных осмотров ловушками, стоящими в центре территории. Очевидно, что чем дальше обитает птица от ловушек, тем меньше вероятность ее отлова. Это объективная причина того, что наш контроль особей в популяции убывает по мере удаления от ловушек. Ниже приводятся расчеты количественных параметров этих явлений.

Несмотря на то что поиск гнезд проводился на всей территории стационара, число найденных гнезд было наибольшим в его центре, в радиусе 250 м, и быстро снижалось с удалением от центра (рис. 4, *а*). На расстоянии более 2000 м было найдено лишь 10% гнезд от общего количества обнаруженных. Предполагая, что плотность гнездования зябликов не убывает с расстоянием от центра стационара и что в радиусе 250 м обнаруживают почти все гнезда (см. 9.1), получаем, что на расстоянии 2000 м и более мы обнаруживаем 8% гнезд.

Доля окольцованных птиц среди гнездящихся на стационаре постоянна в радиусе 1000 м и составляет 58% (рис. 4, *б*). Далее она убывает и на расстоянии 2000 м составляет 8%. Доля молодых окольцованных на гнездах зябликов, попадающихся в ловушки в то же лето с расстояния менее 500 м от гнезда, составляет 29%, с большего расстояния она случайно колеблется вокруг 6%.

Таким образом, за пределами участка косы длиной 2 км от центра стационара мы контролируем менее 10% обитающих там зябликов, а в пределах этого участка находим 32% гнезд, имеем окольцованными 39% взрослых птиц и контролируем дальнейшую судьбу 12% птенцов. Участок косы, ограниченный в длину расстоянием по 2000 м от центра стационара, а в ширину — естественной конфигурацией берегов косы, мы принимаем за контролируемую нами территорию, на которой обитает когорта зябликов, эффективно изучаемая в гнездовое время путем отловов, обнаружений окольцованных птиц и поиска гнезд. Площадь всех при-

годных для зябликов биотопов в пределах этого участка равна 2.13 км².

Для определения численности исследуемой части популяции

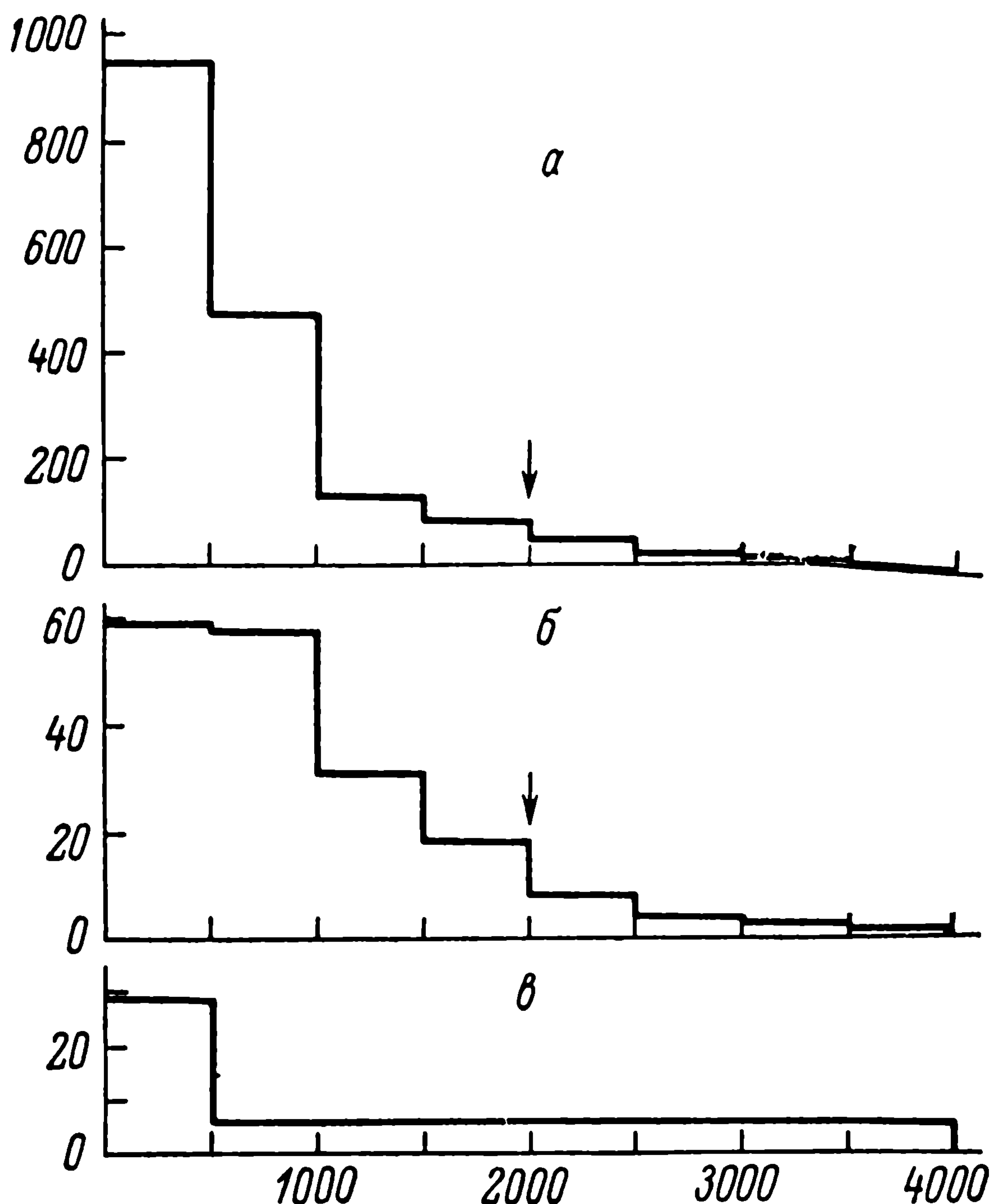


Рис. 4. Снижение уровня контроля популяции зябликов вокруг стационара «Фрингилла» по мере удаления от его центра.

а — снижение числа обнаруженных гнезд зяблика в зависимости от расстояния до центра стационара (n=1684, 1959—1977 гг.); *б* — снижение доли окольцованных взрослых зябликов среди гнездящихся особей в зависимости от расстояния до ловушек (n=513, 1975—1977 гг.); *в* — доля окольцованных на гнездах молодых, попавшая в ловушки, в зависимости от расстояния между гнездом и ловушкой. *По оси абсцисс* — расстояние, м; *по оси ординат*: *а* — число найденных гнезд с точным местонахождением, *б* — доля птиц с кольцами от числа всех просмотренных у гнезд, %, *в* — процент птиц, пойманных окольцованными от числа всех окольцованных на гнездах молодых (n=1992 для гнезд с точным местонахождением). *Стрелки* указывают расстояние, свыше которого контролируется менее 10% популяции.

Reduction of control in population around the camp «Fringilla» in relation to increase of distance from its centre.

а — decrease in no. of discovered nests in relation to the distances from the centre of camp (n=1684, 1959—1977); *б* — decrease in portion of banded adult chaffinches through nesting population in relation to distances from traps (n=513, 1975—1977); *в* — portion of banded nestlings trapped after leaving the nest in relation to distances between nest and trap. *Abscissa* — distance, meters; *ordinate*: *а* — no. of discovered nests of known location, *б* — per cent distribution of no. birds banded, *в* — per cent distributions of trapped no. youngs banded as nestlings (n=1992 for the nests of known location). *Arrows* indicate the distance limiting the territory with sufficient control in population.

и некоторых других параметров необходимо определить долю птиц, ежегодно контролируемую отловом. Эффективность отлова зябликов рассчитывается следующим образом.

Принимая, что взрослые птицы в период гнездования находятся

Таблица 1

Оценка эффективности контроля популяции зябликов путем отлова[1]
Survey efficiency estimation of chaffinch population by trapping

А. Местные птицы

a	$n_{t...a}$																						
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		всего		
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂ + ♀
2	36	25	**76**	**74**																	36/76	25/74	61/150
3	15	7	13	9	**39**	**35**															28/78	16/70	44/148
4	11	3	11	7	12	7	**25**	**23**													34/75	17/69	51/144
5	9	5	2	7	4	1	2	3	**19**	**22**											17/76	16/88	33/164
6	2	2			2	3		1		1	**7**	**7**									4/35	7/35	11/70
7	1	1	3		2	3	3	3	3	1	2	2	**4**	**3**							14/24	10/18	24/42
8		1				1		1		1						**1**						4/7	4/7
9	1								1		1		1				**1**				4/8		4/8
10															1				**1**		1/9		1/9
Σn_t	75	44	29	23	20	15	5	8	4	3	3	2	1		1						138	95	233
Σm_t	172	165	96	91	57	56	32	33	13	11	6	4	2	1	2		1				381	361	742
	1/2.3	1/3.7	1/3.3	1/3.9	1/2.8	1/3.7	1/6.4	1/4.1	1/3.2	1/3.7	1/2.0	1/2.0	1/2.0		1/2.0						1/2.8	1/3.8	1/3.2

[1] Условные обозначения и способ расчета см. в тексте.

Таблица 1 (*продолжение*)

Б. Прочие птицы в весенне-летнее время

	$n_{t...a}$																						всего		
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11				
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂+♀
	5	5	62	55																			$\frac{5}{62}$	$\frac{5}{55}$	$\frac{10}{117}$
3	5	1	1	2	41	31																	$\frac{6}{82}$	$\frac{3}{62}$	$\frac{9}{144}$
4	1	1	1	1	1	1	26	20															$\frac{3}{78}$	$\frac{3}{60}$	$\frac{6}{138}$
		1	2		1	2	1		19	16													$\frac{4}{76}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{7}{140}$
6			1	1			1		2		12	5											$\frac{4}{60}$	$\frac{1}{25}$	$\frac{5}{85}$
	1	2		1									5	7									$\frac{1}{30}$	$\frac{3}{42}$	$\frac{4}{72}$
8			1								1				2	3							$\frac{2}{14}$	$\frac{0}{21}$	$\frac{2}{35}$
9																	2						$\frac{0}{16}$		$\frac{0}{16}$
10																					1				
11																							$\frac{0}{10}$		$\frac{0}{10}$
Σn_t	12	10	6	5	2	3	2		2		1												25	18	43
Σm_t	170	137	108	82	67	51	41	31	22	15	10	10	5	3	3		1		1				428	329	757
	$\frac{1}{14.2}$	$\frac{1}{13.7}$	$\frac{1}{18.0}$	$\frac{1}{16.4}$	$\frac{1}{33.5}$	$\frac{1}{17.0}$	$\frac{1}{20.5}$		$\frac{1}{11.0}$		$\frac{1}{10.0}$												$\frac{1}{17.1}$	$\frac{1}{18.3}$	$\frac{1}{17.6}$

Общая средняя $r = \frac{276}{1499} = \frac{1}{5.4}$

из года в год на одной территории, долю птиц, заходящих в ловушки (исходя из общего числа живущих на данной территории), можно установить по количеству лет, в которые птицы не были пойманы, но были живы (доказательством тому служит их поимка в последующие годы). Пусть a — последний год отлова, не считая года кольцевания, t — год отлова до a, n — количество особей, пойманных в каждый год из последующих после кольцевания, m — количество особей, которые могли быть пойманы в течение t, если бы все члены популяции ловились каждый год (т. е., например, при $a=4$ m для t_{1-3} равно $3n_a$). Тогда искомая эффективность ежегодного отлова (r) определяется как

$$r = \frac{\sum_{t=1}^{a} n_t}{\sum_{t=1}^{a} m_t}.$$

Расчетные данные приведены в табл. 1. Для местных птиц в период с 10 июня по 29 июля, $r_{♂♂}=1 : 2.8$, $r_{♀♀}=1 \;\; 3.8$, $r_{♂♂+♀♀}=1 \;\; 3.2$ (или 31.2%), для прочих птиц в весенне-летнее время $r_{♂♂}=1 \;\; 17.1$, $r_{♀♀}=1 \;\; 18.3$, $r_{♂♂+♀♀}=1 \;\; 17.6$ (или 5.7%), а общая средняя $r=1 : 5.4$ (или 18.5%).

Рассчитаем теперь на основе коэффициента эффективности отлова общую численность исследуемой части популяции. Поскольку доля самцов превышает таковую самок на 11% (см. 9.6), воспользуемся сначала только данными отлова взрослых самок. За все годы в гнездовой период было поймано 1899 взрослых самок, в среднем за год 106 особей. Коэффициент эффективности отлова самок 3.8, отсюда на исследуемой территории ежегодно обитали 403 самки, способные входить в состав 403 размножающихся пар, а согласно другому способу расчета (по данным отлова окольцованных на гнездах птенцов, см. 9.1) — 464 размножающиеся пары. На 1 км^2 мы получаем по первому способу 189 пар, по второму — 218 пар. Небольшая разница между этими цифрами позволяет считать достоверным, что на исследуемой территории, равной приблизительно 2 км^2, ежегодно обитало (с учетом некоторого преобладания самцов — на 11%) около 1000 особей зяблика. Во всех дальнейших расчетах мы пользовались цифрами, полученными на основе повторных отловов окольцованных птиц, считая их более точными, чем цифры, полученные другими способами расчета.

Глава 1

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ, ПИТАНИЕ И УСВОЕНИЕ ПИЩИ ЗЯБЛИКОМ

FEEDING BEHAVIOUR AND FOOD UTILIZATION IN THE CHAFFINCH

ABSTRACT

1. Vegetable and animal food, its composition, seasonal variation, caloric density, efficience of utilization by chaffinches and feeding behaviour were investigated in population of Kurische Nehrung.

2. The chaffinch can intake seeds only from the ground. Its bill is adapted for hulling of round shape seeds 0.5—25 mg. Small and long-shaped seeds it consume after chewing.

3. Total volume of digestive tract is 1.75 g. 1g of food chaffinch can consume through 20 min. Duration of digestivity is 3.5 hours. Maximum daily food intake is 7 g, and maximum potential energy is 33 kcal/day.

4. Average caloric value of chaffinch natural food is 5 kcal/g. Efficience of food utilization varies from 0.67 to 0.89, with the average 0.72 for insects and 0.82 for seeds.

5. Chaffinch is 97% granivorous during autumnal migration, winter and spring migration, and 90% insectivorous through summer period.

6. When food is available and seeds mass are over 1 mg chaffinch consumes food irruptive. It combines 1—5 min food intake with 2—20 min pause. The duration of pause is reduced if seeds size decreased.

7. Daily cycle of food intake has two peaks: one in the morning and the other in the evening. Adaptive variation of first peak compensates fluctuation of the body mass in the morning. Variation of the evening peak is correlated with average energy expenditure during several days.

Пищевому поведению и питанию зябликов посвящен ряд исследований (Формозов и др., 1950; Eber, 1956; Некрасов, 1958, 1978; Нейфельдт, 1961; Kear, 1962; Королькова, 1963; Дольник Т. В., 1972; Newton, 1972; Постников, 1976; Некрасов, Олигер, 1978). Цель настоящей главы — рассмотреть взаимосвязанно

морфологические и поведенческие особенности этого вида, его спектр питания, калорийность поедаемых кормов и их усвояемость. Объектом служили зяблики Куршской косы, обитающие в условиях почти полного отсутствия в их среде культурных растений и недостатка семян сорняков.

Спектр питания изучали путем визуальных наблюдений за свободноживущими птицами, сопровождавшимися сбором, подсчетом и химическим анализом выявленных кормов. Последние предлагались зябликам, содержавшимся в лаборатории. Для выяснения деталей пищевого поведения, не видных в поле, наблюдали с расстояния 0.5 м через односторонне пропускающие изображение фильтры за поведением птиц в клетках. В этих же клетках измеряли скорость поедания семян, предельный вес семян, съедаемых за сутки, и скорость их переваривания. Калорийность семян определяли химически, обычными методами. Усвояемость кормов определяли по соотношению масс и калорийностей потребленного корма, с одной стороны, и экскрементов — с другой. Урожайность семян в природе определяли после ручного сбора полного урожая с пробных площадок и пересчитывали в урожайность на км^2, учитывая долю территории, занимаемой той же растительностью.

1.1. ЛОКОМОЦИИ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Основная поза зяблика — стояние на двух лапах, расположенных параллельно или одна слегка впереди другой (рис. 5). Эта же поза применяется при посадке на горизонтальные или слабо наклонные ветви, причем при утоньшении ветвей увеличивается захват ветвей пальцами. Ветви диаметром менее 4 мм неудобны для удержания тела.

Зяблики способны также садиться на верхушки вертикально направленных веток или побегов, размещая ноги близко и параллельно. На наклонных ветвях зяблики сидят поперек ветки, заметно расставив ноги; нога, расположенная выше по ветке, более подогнута. Зяблики избегают долго сидеть на вертикальных и очень крутых ветвях и практически никогда не повисают спиной вниз, уцепившись за ветку или какой-либо предмет. Кроме того, зяблики могут садиться на вертикальные толстые стволы деревьев, цепляясь когтями за кору.

Такие способы посадки позволяют зяблику собирать корм с поверхности земли, с толстых сучьев, с толстых веток, с окружающих их с боков и сверху листьев и со стволов деревьев. Однако зяблики ограничены в возможности собирать корм с тонкой травянистой растительности выше их роста и с тонких и гибких ветвей кустарников и деревьев.

По поверхности зяблики перемещаются как прыжками, так и шагом. Обычный способ перемещения — чередование двух-трех прыжков с двумя-тремя шагами. Прыжки используются для быст-

рого передвижения к близкой цели. При прыжках голова зяблика движется слитно с туловищем и, по-видимому, в это время способность точно следить за мелкими предметами уменьшается.



Рис. 5. Позы пищевого поведения зяблика.

Feeding postures in the chaffinch.

Шаги зяблик использует на последнем этапе приближения к цели и склевывании. В это время тело и голова зяблика движутся поочередно. Пока тело движется вперед, голова остается неподвижной и отстает от тела, что позволяет при приближении к цели

продолжать видеть ее предельно четко. После завершения шага голова резко выносится вперед и цель либо склевывается, либо, если расстояние велико, голова вновь фиксируется и начинается следующий шаг, при котором тело догоняет, а потом несколько обгоняет неподвижную голову. Этот способ передвижения, не свойственный лесным Carduelinae, позволяет зяблику собирать корм на поверхности быстрее, чем Carduelinae. На ветвях зяблик передвигается перепархиваниями, прыжками и шагом. Чем толще и горизонтальнее ветви, тем чаще он применяет шаг.

В отличие от Carduelinae зяблики не применяют ног для удержания корма: они не захватывают лапами пищевой объект (шишки, корзинки, соцветия), не прижимают корм лапой к земле или ветке, не употребляют ноги для раскапывания грунта. Добывание и обработка корма обеспечиваются только клювом, поэтому корм, обработка которого требует неоднократного захвата в клюв, зяблики предпочитают обрабатывать на земле или на толстых горизонтальных ветках.

Клюв относительно длинный, конический, приспособленный для склевывания объектов разной величины как неподвижных, так и движущихся. Зяблик питается путем резких и быстрых клеваний, эффективных при поимке движущихся насекомых и захвате семян, лежащих на твердом грунте или частично погруженных в грунт. Значительно меньше, чем у других близких видов (исключая юрка), движения головы и клюва у зяблика приспособлены для замедленного захвата предмета и последующего его вытягивания удлиненным рывком. Поэтому семена на тонких травянистых стеблях, в корзинках или шишках зяблик может собирать значительно медленнее, чем Carduelinae. Зяблик совершенно не способен раскрывать клювом любые растительные соплодия — корзинки, шишки, коробочки.

Этот вид никогда не применяет клюв для захвата или перемещения не пищевых предметов (кроме строительного материала для гнезда), поэтому он собирает только ту пищу, которую видит, не передвигает и не переворачивает лежащие на земле листья, камешки, палочки, комочки земли в поисках находящейся под ними пищи. Иногда лишь посторонние предметы могут отбрасываться в сторону путем резких боковых движений закрытым клювом (это либо то же движение, каким производится очистка клюва от посторонних предметов, либо движение, наблюдаемое при смещенном агрессивном поведении). Зяблик никогда ничего не долбит клювом, однако семена бука и, возможно, магнолии он раздалбливает, делая отверстие в боковой стенке (Некрасов, 1958). Большинство деталей описанного выше поведения обнаруживали и другие авторы (Некрасов, 1958; Newton, 1972).

Устройство ротового аппарата и техника очистки семян от скорлупы следующие (Некрасов, 1958, 1970, 1978). Клюв (рис. 6) конусовидный, с мощной рамфотекой, твердым нёбом и острым режущим краем на нижней челюсти, слегка скошенным во внутрь. Роговое

нёбо снабжено нёбными валиками, из которых пара боковых образует с каждой стороны подклювья по борозде, расширяющейся к основанию клюва. В эту борозду при смыкании челюстей входит режущий край подклювья. Птица берет семя кончиками клюва, подсовывает под семя язык и помещает семя ближе к основанию клюва в одну из борозд надклювья. При смыкании челюстей зерно скользит по борозде вперед, к кончику клюва, пока не заклинится между сходящимися боковым валиком и краем надклювья. Снизу его прижимает острый край подклювья, а сбоку изнутри —

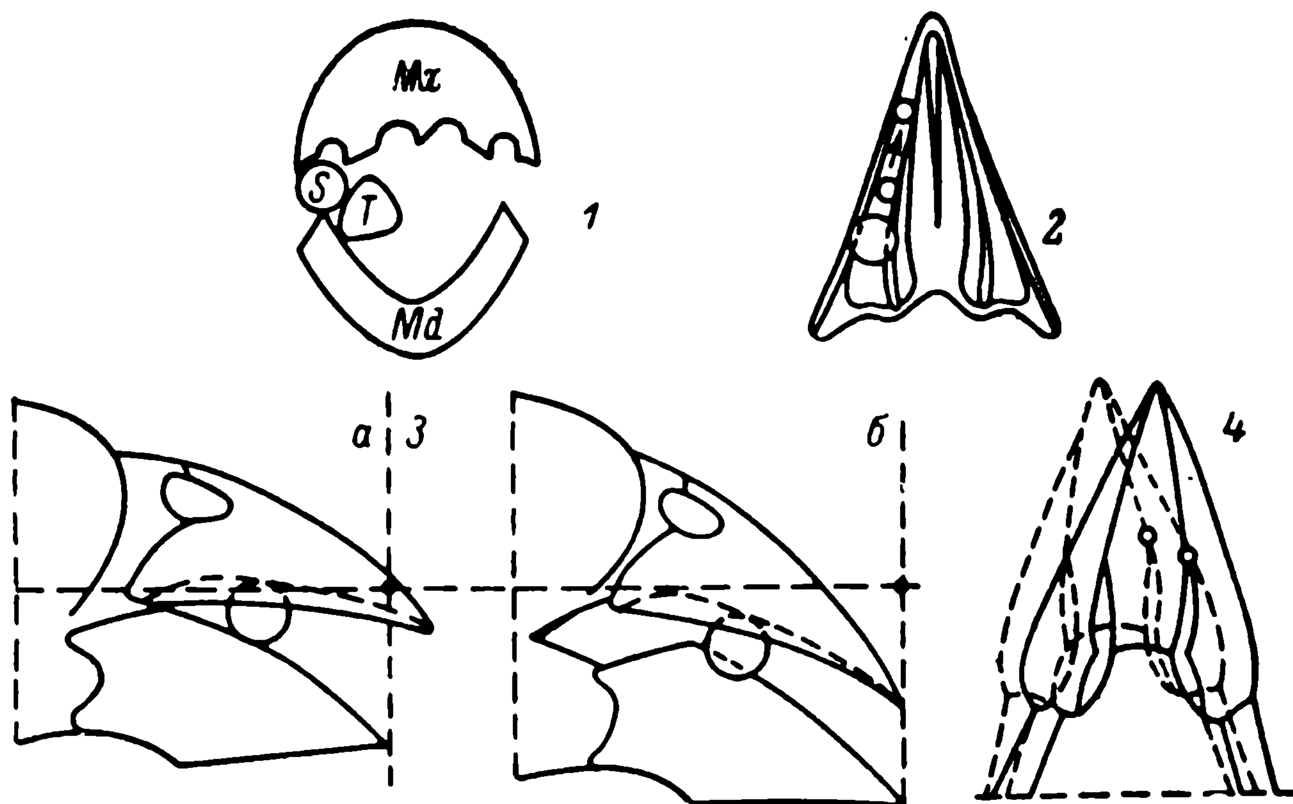


Рис. 6. Техника очистки семян зябликом (по: Некрасов, 1978).

1 — фиксация семени (*S*) между боковой бороздой надклювья (*Mx*), режущим краем подклювья (*Md*) и языком (*T*) (поперечный разрез клюва); *2* — заклинивание семени в боковой борозде надклювья (вид надклювья снизу); *3* — движение надклювья назад и вниз при обработке семени (*а* — протракция, *б* — ретракция) (вид сбоку); *4* — движение подклювья вбок при шелушении семени (вид сверху).

The process of seed-husking in the chaffinch.

язык. Надклювье отводится вместе с зажатым в нем семенем назад и смещается вниз, а подклювье подается вверх. Под давлением челюстей острый край подклювья разрезает оболочку семени. Шелушение происходит в результате частых, небольших по амплитуде движений подклювья как в вертикальном направлении, так и вбок. Эти движения напоминают жевание. При каждом смыкании челюстей край подклювья все глубже заходит между ядрышком и оболочкой, а при размыкании семя с помощью языка поворачивается, продвигаясь кнаружи. Постепенно оболочка отделяется и выпадает из клюва. При захвате сразу нескольких семян они обрабатываются по одному, а остальные находятся в ротовой полости. Этими же движениями происходит разжевывание крупных ядер семян после очистки и мелких семян или других пищевых объектов. В отличие от многих видов Carduelinae у зяблика клюв не специализирован к какой-либо одной группе семян.

Движение челюстей и языка применяются зябликом для перемещения как растительной, так и животной пищи в клюве, для раздавливания длинных мягких насекомых, удлиненных мягких семян, кусочков листьев и цветов. Разжевывание производится путем быстрых жующих движений, при которых пищевой объект передвигается поперек клюва. У этого вида, насекомоядного в течение лета, разжевывание играет большую роль в питании.

Клюв зяблика позволяет очищать семена в широком диапазоне размеров — от семян сосны до семян подсолнечника. Больше всего ротовой аппарат зяблика приспособлен для очистки семян средней величины. Очень мелкие семена (лебеды, подорожника, одуванчика, березы, ольхи) зяблики не очищают, а заглатывают, предварительно их раздавив.

Разберем особенности обработки зябликом разных пищевых объектов. Листья кусочками скусываются острыми краями надклювья и подклювья, разжевываются клювом и заглатываются. Так же поступает зяблик с мягкими стеблями, побегами, проростками, лепестками цветков, цветоложами, завязями, бутонами и ягодами.

Пыльники из цветков, мужские и женские сережки, а также пыльники сосны зяблики склевывают. Из корзинки одуванчика зяблик выдергивает семена, скусывает летучки, а семена заглатывает.

Семена сосны зяблики собирают на земле, ловят в воздухе, снимают с коры сосен, а также иногда выклевывают из сильно раскрытых шишек, в частности из шишек, раздолбленных дятлом. Летучка семени скусывается, а само семя зяблик очищает за один прием, не роняя его.

Ягоды съедаются целиком (крушина, земляника, ежевика), либо выклевывается мякоть (бузина, боярышник), либо семена (но иногда и мякоть — рябина).

Мелкие семена (как те, которые зяблик очищает, так и те, которые он разминает) зяблик обрабатывает, не роняя. Крупные семена, размером с коноплю и больше, а также длинные семена в процессе очистки зяблик роняет и поднимает снова, поэтому такими семенами он может эффективно кормиться только на земле. Крупные семена неокруглой формы зяблик раскусывает, роняет и склевывает.

Животный корм зяблики собирают преимущественно в кронах деревьев, а также на земле, ловят насекомых в воздухе, но никогда за ними не гоняются. Они поедают как живых активных насекомых, так и неактивных: могут склевывать мертвых, а также тлей, червецов, щитовок и яйца насекомых. Мелких мягких животных (мелкие моллюски, паучки, мелкие комары, в том числе хирономиды, мелкие мухи, личинки мелких цикад, мелкие перепончатокрылые, моли и т. п.) зяблики хватают клювом за любую часть тела, преимущественно за середину, после чего разжевывают животное в любом положении и заглатывают его, предварительно не ориентируя. При разжевывании значительная часть лап, усов и крыльев скусывается и остается на наружных краях клюва.

Птица их удаляет, чистя клюв о ветку. Зяблик может набирать в клюв по нескольку экземпляров такого корма одновременно. Поскольку обработка этого корма не сопровождается выпадением его из клюва, зяблики могут поедать его, сидя на ветках.

Удлиненный червеобразный животный корм (гусеницы, многоножки, личинки пилильщиков и жуков) захватывается у самой головы, поворачивается поперек клюва, и первым делом жующими движениями раздавливается голова и область головы. Затем разминается все тело, при этом объект продвигается поперек клюва (иногда неоднократно). Обработанный объект разворачивается с помощью языка и подклювья головой внутрь клюва и заглатывается. Все действия зяблик совершает, ни разу не роняя объект.

Животных средних размеров и сложной формы (пауки, куколки, мухи, стрекозы, поденки, долгоножки, некоторые жуки, перепончатокрылые, бабочки) при питании в кроне деревьев зяблики схватывают, разминают, по возможности скусывая ноги, крылья, антенны, и заглатывают, при этом они иногда роняют добычу. Только на земле они могут эффективно обрабатывать более крупных насекомых (крупные куколки, стрекозы, прямокрылые, цикады, жуки, бабочки). Зяблик резко клюет насекомое, захватывает его за выступающие части и подбрасывает. Жуков зяблики хватают за лапы, при этом обрывая их; бабочек, прямокрылых и стрекоз — за лапы, голову или крылья, также при этом стараясь обрывать их или раздавливать. После серии таких захватов и бросаний насекомое постепенно парализуется и лишается возможности скрыться. Достаточно обездвиженное насекомое поедается расклевыванием, которое начинается с любого поврежденного места.

Родители собирают, обрабатывают и приносят птенцам тот же животный корм, которым они могут питаться сами в кронах деревьев, не особенно затрудняясь в обработке. Поэтому в приносимой птенцам пище преобладают гусеницы, личинки, мелкие мягкие имаго, пауки, их коконы, и реже, чем в пище взрослых, встречаются крупные насекомые, в том числе жуки, крупные бабочки, клопы, стрекозы и прямокрылые.

По наблюдениям за птенцами зябликов, выкормленными в неволе вручную, ясно обнаруживается, что к 3-недельному возрасту молодой зяблик, не видевший поведения взрослых птиц, сам начинает применять все описанные выше приемы сбора и обработки как растительных, так и животных кормов (см. также: Kear, 1962). Следовательно, все эти приемы имеют врожденную основу. Молодые зяблики, выращенные родителями или в контакте с другими зябликами, явно следят за их приемами и повторяют их. Молодой зяблик клюет все подвижные и неподвижные предметы, многие из них пробует клювом и постепенно вырабатывает свой спектр питания, который зависит от условий среды. В естественных условиях у зябликов также известны индивидуальные различия в питании (Королькова, 1963).

1.2. СПЕКТР ПИТАНИЯ

По исследованиям в разных частях ареала в питании зябликов зарегистрировано более 60 видов растений (Некрасов, 1958), около 15 отрядов беспозвоночных животных (Прокофьева, 1963; Некрасов, Олигер, 1978). В табл. 2 представлены растительные корма зябликов (с апреля по ноябрь) по наблюдениям на Куршской косе, а в остальные месяцы — по литературным данным, относящимся к Западной Европе (месту зимовки этой популяции). Основные животные объекты питания взрослых зябликов на Куршской косе представлены в табл. 3, а в табл. 4 дан состав кормов, приносимых зябликами птенцам.

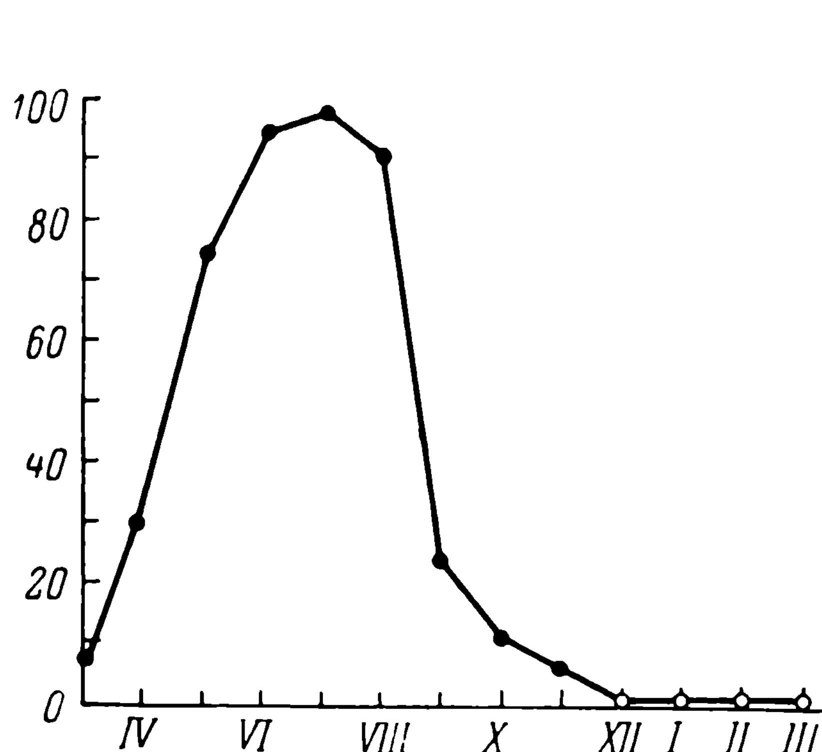


Рис. 7. Сезонное изменение доли животной пищи в питании зябликов.

Черные кружки — данные получены на Куршской косе; *светлые кружки* — то же на зимовках. *По оси ординат* — количество животной пищи.

Seasonal change of the animal food in the total food intake of chaffinches at Kurische Nehrung (*solid circles*) and in wintering area (*open circles*).

Ordinate — per cent of animal food.

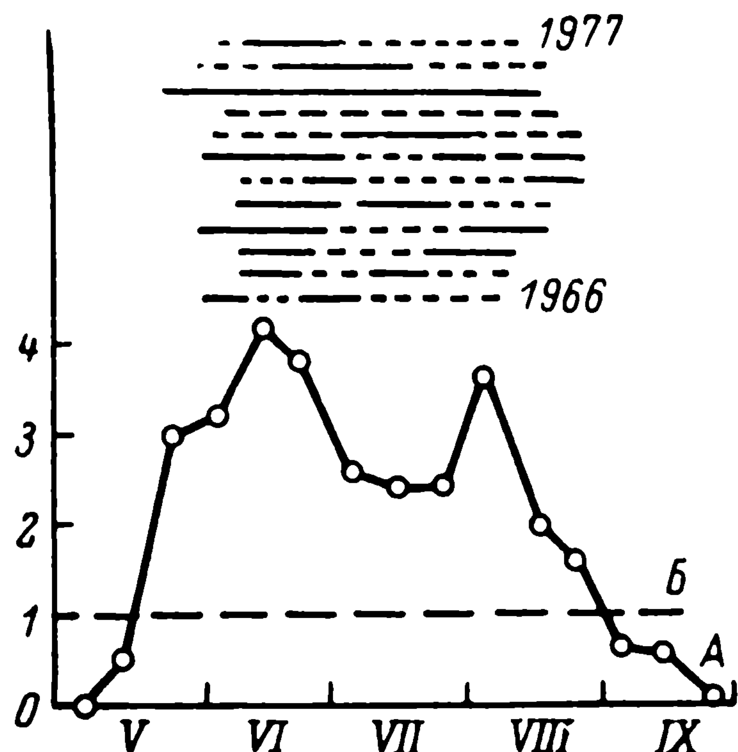


Рис. 8. Изменение обилия доступных для питания имаго хирономид (в баллах) на Куршской косе по данным десятилетних наблюдений.

А — средняя плотность хирономид за 10 лет; *Б* — уровень плотности, обеспечивающий избыток пищи. *Линии вверху*: *сплошные* — сроки массового вылета хирономид за 1966—1977 гг., *прерывистые* — сроки умеренных вылетов хирономид за тот же период.

Changes of the available for intake imago Chronomidae at Kurische Nehrung according 10 years observations (*A*).

Б is ad libitum level. *Lines on top* represents the calendar date of Chironomidae mass flying in 1966—1977.

Во всех частях ареала сезонные изменения спектра питания зябликов, с одной стороны, определяются сроками появления доступных кормов, а с другой — сезонными изменениями предпочитаемой зябликами пищи. Повсюду в осенний, зимний и ранневесенний периоды зяблики почти исключительно растительноядны (главным образом, зерноядны). С начала и до окончания размноже-

Таблица 2

Кормовые растения зяблика и сезонное распределение их потребления в виде семян (С), почек, побегов (П), листьев (Л), цветков (Ц), пыльников, сережек (Г)

Vegetable food of chaffinch and its seasonal distribution (seeds (C), shoot (П), leaf (Л), flowers (Ц), anther, catkin (Г))

Растения и их части		I	II	III	IУ	У	УI	УII	УIII	IX	X	XI	XII
Euphorbia	С								——	——	——	——	——
Acer	С	····	····	····								····	····
Ulmus	С				····	····	····						
Fraxinus	С	——	——	——									——
Fagus	С	——	——									——	——
Betula	СПГ			——	——			——	——	━━	━━	━━	━━
Carpinus	С	····	····	····	····						····	····	····
Alnus	СГ	━━	━━	——	——						——	——	━━
Salix	СПГ			——	——	——							
Dipsacus	С									····	····		
Plantago	С	——	····	····					····	——	——	——	——
Galium	СПЦ	——	——	——					——	——	━━	━━	━━
Senecio	СП				——	——	——	——			——	——	
Taraxcum	СПЦЛ					——	——						
Crepis	СЦ							——	——	——	——		
Leontodon	СЦ							——	——	——	——		
Tragopogon	СПЦ						——	——	━━	━━			
Arctium	С	——	——	——							——	——	——
Carduus	С								——	——	····	····	····
Cirsium	С								——	——	····	····	····
Sonchus	С						——	——	━━	━━	━━	━━	
Centaurea	С								——	——			
Artemisia	С								——	——	——		
Tanacetum	С	——	——	——	——								——

Примечание. Пунктир – слабое потребление данного растения; тонкая линия – умеренное потребление; толстая линия – обильное потребление.

Таблица 2 (*продолжение*).

Растения и их части		I	II	III	IУ	У	УI	УII	УIII	IX	X	XI	XII
Pinus	СПГ												
Picea	СП												
Larix	СП												
Taxus	С												
Poa	С												
Setaria	С												
Carex	С												
Ranunculus	С												
Rumex	С												
Polygonum	СЦЛ												
Chenopodium	СП												
Atriplex	СП												
Amaranthus	С												
Urtica	С												
Stellaria	СЛ												
Cerastium	С												
Corydalis	С												
Brassica	СПЦЛ												
Capsella	С												
Raphanus	СЦП												
Sisymbrium	СЦ												
Descurainia	СЦ												
Draba	СПЦЛ												
Sinapis	СПЦЛ												
Barbarea	СПЦЛ												
Rosa	С												
Filipendula	СПЛ												
Rubus	С												
Trifolium	СПЦ												
Fragaria	С												
Oenothera	С												
Chamaenerium	С												

Таблица 3

Животные корма, поедаемые зябликами с начала июня по середину сентября в условиях Куршской косы

Animal food of chaffinches at Kurische Nehrung (per cent of total dry mass)

Пищевые объекты	% от сухой массы	Пищевые объекты	% от сухой массы
Chironomidae (imago)	52.0	Tipulidae	1.6
Arachnoidea .	23.7	Brachycera .	0.5
Trichoptera (imago) .	6.9	Lepidoptera (imago)	0.5
Tenthredinidae (larv.)	4.8	Cicadellinae	0.5
Coleoptera (imago)	4.0	Ortoptera .	0.1
Lepidoptera (larv.)	3.6	Hemynoptera .	0.1
Asilidae	1.8	Mollusca	0.1

Таблица 4

Состав и калорийность пищи птенцов зябликов на Куршской косе *

Composition of chaffinch nestlings food at Kurische Nehrung

Пищевые объекты	Содержание в корме, % по сухой массе	Состав, % от сухой массы		Калорийность, ккал/г сухой массы
		жиры	сухой обезжиренный компонент	
Chironomidae (imago)	52.0	10.9	89.1	4.578
Arachnoidea .	23.7	11.5	88.5	4.610
Trichoptera (imago)	6.9	11.5	88.5	4.777
Coleoptera (imago)	5.0	18.2	81.8	4.965
Tenthredinidae (larv.)	4.8	21.4	78.6	5.136
Lepidoptera (larv.)	3.6	34.4	65.6	5.823
Asilidae (imago)	1.8	25.0	75.0	5.325
Tipulidae (imago)	1.6	14.3	85.7	4.758
Brachycera (imago)	0.5	25.0	75.0	5.325 **

* Анализ проб корма, полученных путем наложения лигатур на шеи птенцов.
** Средняя калорийность пищи — 4.71 ккал/г сухой массы.

ния зяблики питаются животной пищей, в незначительном количестве поедают зеленые части растений и очень редко семена. Питание зябликов в период послебрачной и постювенильной линьки различно в разных местах. В Англии в этот период они преимущественно растительноядны (Newton, 1972), в Карелии — также в большей мере растительноядны (Нейфельдт, 1961; В. Б. Зимин, персональное сообщение).

На Куршской косе основная часть линьки у зябликов (вплоть до последней декады августа) протекает при питании почти исключительно насекомыми (рис. 7). Возможно, что различия в питании во время линьки связаны с доступностью семян в этот период. На Куршской косе полностью отсутствуют сельскохозяйствен-

ные поля, и поэтому мало тех видов растений, семена которых наиболее доступны для питания зябликов летом (щирица, щетинник, птичья гречиха, хохлатка, лебеда, подорожник, крапива, сурепка). Зяблики вынуждены кормиться преимущественно в лесах. В других местах, где проводились исследования, зяблики в период линьки держатся в открытых окультуренных стациях, где этих растений достаточно. С другой стороны, массовые выплоды хирономид в водах Куршского залива создают в течение всего лета почти непрерывное изобилие этой легко доступной животной пищи (рис. 8).

Сезонные изменения соотношения животной и растительной пищи имеют у зябликов эндогенную основу. Содержание птиц в вольерах на Биологической станции ЗИН АН СССР на Куршской косе показало, что при предоставлении зябликам лабораторной животной (смесь из куриных яиц, мясо-костной муки) и растительной (семена культурных растений) пищи наблюдается сезонный цикл с предпочтением животной пищи с максимумом в течение лета (рис. 9).

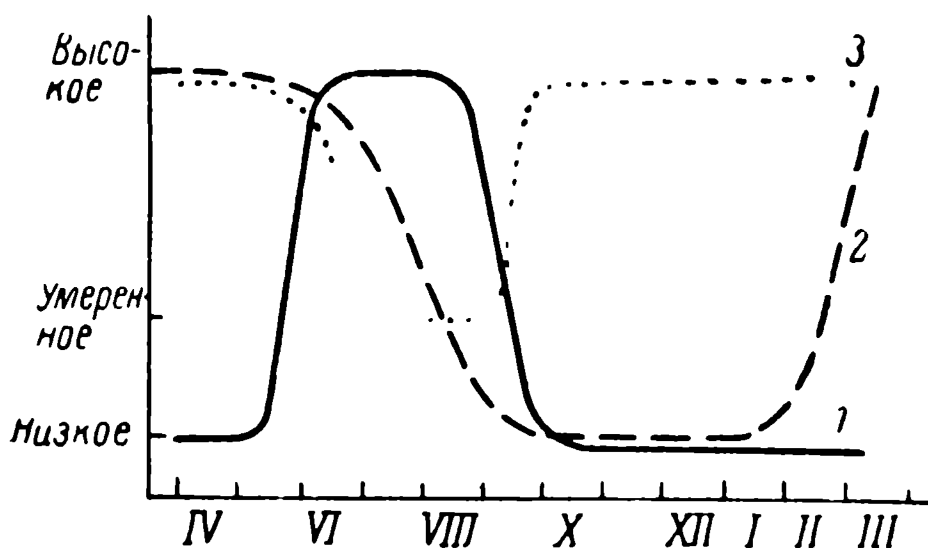


Рис. 9. Сезонный цикл предпочтения животной пищи (*1*), семян (*2*) и зеленых частей растений (*3*) зябликами в вольере.

По оси ординат — предпочтение пищи, баллы.

Seasonal cycles of animal (*1*), seeds (*2*) and green (*3*) food selection by chaffinches in aviaries.

Ordinate classes of consumption.

1.3. СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ ПИТАНИЯ ЗЯБЛИКОВ КУРШКОЙ КОСЫ

Весна. В пище зябликов в это время года семена сосны и других хвойных растений составляют 15%, мелкие семена цветковых растений 50%, почки, цветы, сережки, побеги сосны около 25%, насекомые 10%. Средняя калорийность смеси — 5.2 ккал/г, а усвоенная энергия — 3.5 ккал/г (см. далее). Такое питание продолжается до конца мая, но процент насекомых в пище постепенно возрастает. В конце мая—начале июня происходят первые вылеты хирономид, после чего в течение всего лета животный корм имеется в избытке.

Лето. Семена в пище составляют в это время примерно 5%, цветы, листья, побеги около 5%, хирономиды 50% (в дни массового вылета до 70%), другие насекомые и беспозвоночные 40%. При недостатке хирономид летом они заменяются в первую очередь пауками, а также личинками пилильщиков, комарами-долгоножками. Средняя калорийность пищи — 5 ккал/г, усвоенная энергия — 3.7 ккал/г.

О с е н ь. Начиная с последней декады августа и в начале сентября содержание насекомых в пище снижается до 25% (на первом месте пауки). Около 30% пищи составляют семена подмаренника, остальное — семена сложноцветных, крестоцветных, лебеды, подорожников, горца, злаков, бобовых и деревьев — в основном березы и позднее ольхи. Урожай семян основных растительных кормов на Куршской косе имеет следующие величины: подмаренник — 95 т/км², сосна — 27 т/км², береза — 17 т/км², ольха — 8 т/км² соответствующих насаждений. Суммарный урожай всех съедобных семян 250 т/км²=2.5 т/га=250 г/м²=1250 ккал/м². Средняя калорийность пищи — 5.0 ккал/г, усвоенная энергия — 4.1 ккал/г. Такой состав пищи сохраняется до конца миграции.

З и м а На зимовках, судя по литературным данным, беспозвоночные животные составляют 2—3% диеты. Около половины диеты составляют семена тех же травянистых растений, что и осенью, а остальное — семена деревьев (в первую очередь березы, ольхи, бука) и культурных растений. Средняя калорийность — 5 ккал/г, усвоенная энергия — 4.1 ккал/г.

1.4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Из всего изложенного следует, что зяблик по своей экологической нише — собиратель, специализированный к поеданию семян с поверхности земли и насекомых в кронах деревьев. Около 15% пищи зяблик собирает на деревьях, перепрыгивая по горизонтальным веткам, около 1% ловит в воздухе и остальное собирает с поверхности земли (Newton, 1972). По сравнению с другими собирающими корм на земле видами (Ploceidae, Emberizidae, Carduelinae) зяблик может быстрее обнаруживать семена, точнее их схватывать и использовать более широкий спектр семян по их размерам и форме благодаря способности обрабатывать их несколькими приемами — раздавливать и заглатывать, не очищая мелкие семена и семена неудобной формы, шелушить, подобно всем вьюрковым, округлые семена средних размеров и раскусывать, а затем склевывать крупные семена неокруглой формы. Вследствие неспособности удерживаться на тонких гибких побегах, помогать при обработке пищи ногами, раскрывать коробочки и вытягивать укрытые семена зяблики почти не кормятся семенами в кронах деревьев, на кустарниках и на стеблях травянистых растений. Бо́льшую часть корма для них составляют упавшие объекты, часто перенесенные ветром или дождевыми потоками относительно далеко от породивших их растений. Пищевые объекты концентрируются на голых участках почвы, обочинах дорог, в следах человека и животных, в лунках вокруг деревьев. Именно в таких местах преимущественно кормятся зяблики.

В ландшафтах, где перемежаются заросли деревьев, поляны и сельскохозяйственные угодья, годовой суммарный урожай опавших семян составляет 0.1—1 млрд семян на м² (0.1—1 кг/м²),

что позволяет зябликам доминировать по численности во всех пригодных для жизни стациях (Newton, 1972). В первой половине лета, когда семян мало или они еще не высыпались, зяблик переходит на питание насекомыми, в обилии имеющимися в кронах деревьев.

В отличие от Carduelinae зяблик не имеет развитого подглоточного мешка для транспортировки корма и не способен отрыгивать пищу из пищевода, поэтому объем порции корма, которую зяблик может транспортировать птенцам в клюве, невелик (до 300 мг сырой массы). В связи с этим для зяблика нерентабельно носить корм птенцам издалека и он вынужден собирать его вблизи гнезда. Видимо, вследствие этого Fringillinae имеют большие гнездовые участки, обычно примыкающие один к другому, в то время как для Carduelinae характерны малые гнездовые участки, и корм они собирают вне этих участков на общей территории (Newton, 1972). Необходимость охраны большого участка — одна из возможных причин, по которой самцы зябликов не кормят насиживающих самок, почти не участвуют в кормлении маленьких птенцов и могут приобретать преобладающее значение в кормлении птенцов только после того, как последние вылетят из гнезда и начинают перемещаться по участку и за его пределами. Гнездо теплое, северная граница зимовок ограничена снеговым покровом, не позволяющим собирать семена на земле.

1.5. СКОРОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ

В клетки предварительно голодавшим 3 ч зябликам ставили кормовую смесь, состоявшую из семян подсолнечника и конопли с раздавленными оболочками. Определяли изменение массы тела птиц, отражавшее наполнение пищей желудка и пищевода. При таких условиях масса тела в течение 20 мин возрастала на 1.0 г, после чего продолжала увеличиваться очень медленно. Следовательно, максимальная емкость желудка и пищевода зябликов 1 г (Блюменталь, Дольник, 1962).

В наших экспериментах птиц взвешивали вечером после окончания вечерней кормежки и далее следили за снижением их массы, пока оно не достигало темпа, свойственного спящим птицам с пустым пищеварительным трактом. В этих экспериментах амплитуда быстрого сокращения массы тела, отражающая емкость начальной части пищеварительного тракта при его нормальном наполнении пищей, составляла при питании:

Семенами подсолнечника	0.55 г	Семенами подорожника	0.55 г
Семенами сосны	0.75 г	Хирономидами .	0.55 г

Таким образом, при питании в летнее время при длинном кормовом дне максимальная емкость начальной части пищеварительного тракта используется немногим больше чем наполовину.

Взвешивание кишечника зябликов в конце ночи (когда кишечник пуст) и в конце кормового дня (когда кишечник полон) показало, что емкость кишечника у зяблика 0.75 г (Дольник Т. В., 1976; Яблонкевич, 1976а). Следовательно, полная емкость всего пищеварительного тракта у зяблика 1.75 г.

Для того чтобы выяснить возможность зябликов удовлетворять пищевые потребности разными кормами, были проведены следующие опыты. Предварительно приученных к предлагаемым кормам зябликов помещали по одному в клетки, где их лишали пищи на 2 ч. После этого птицам давали один из видов кормов и, наблюдая за ними через специальное устройство, регистрировали способ обработки кормов, скорость поедания одного кормового объекта, число объектов, съеденных за 15 мин, и число объектов, съеденных за 1.5 ч (табл. 5). Время обработки одного семени коле-

Таблица 5

Скорости обработки и поедания некоторых кормов зябликом

Rates of food consumption by chaffinch

Вид корма [1] и способ обработки	Число объектов в 1 г пищи	Число объектов без скорлупы в 1 г пищи	Время обработки 1 объекта, с	Число объектов, поедаемых за 15 мин (без пауз)	Число объектов, поедаемых за 1.5 ч (включая паузы)	Время, необходимое для поедания 1 г пищи с обычной скоростью, ч	Время, необходимое для поедания 7 г пищи с максимальной скоростью потребления, ч
Растительный (семена)							
Конопля (чистит).	42	64	10	87	75	1.3	1.3
Просо (чистит)	140	177	5	120	105	2.5	2.6
Подсолнечник (чистит)	17	23	30	6	17	2.0	3.7
Сосна (чистит)	170	250	6	98	150	2.5	4.5
Лебеда (давит)	1430	—	4	262	860	2.5	9.5
Ольха (давит)	1400	—	2	270	800	1.7	8.1
Подмаренник (давит)	1500	—	4	270	900	2.5	9.8
Одуванчик (давит)	1660	—	4	70	900	2.7	41.5
Подорожник (давит)	2820	—	4	180	1100	3.8	27.4
Береза (давит)	4000	—	0.2	800	2250	2.7	18.6
Животный							
Хирономиды	71	—	10	76	230	0.3	1.6
Пауки	15	—	40	4	18	1.2	6.6
Личинки жуков	10	—	12	7	9	1.1	3.3

[1] Латинские названия приведены в табл. 2—4 и 8.

балось в пределах 3—10 с, время поедания мелких и средних насекомых — в пределах 10—100 с. Число объектов, поедаемых за 15 мин, было тем больше, чем мельче объект, и (в пределах данной группы семян) не зависело от времени, затрачиваемого

на обработку одного объекта. Число съеденных за 15 мин объектов зависело от режима их потребления. Мелкие семена зяблики поедали с высокой скоростью в течение 2—5 мин, после чего делали паузу на 2—10 мин, снова интенсивно потребляли их 2—5 мин, делали паузу на 2—10 мин и т. д. Крупные семена зяблики поедали в течение 1—1.5 мин, после чего делали перерыв на 10 и более минут (рис. 10).

В течение 1.5-часового наблюдения эти различия становились еще более заметными. При питании крупными семенами возникали паузы длительностью до 20 мин, в то время как при поедании мелких семян паузы оставались короткими.

Прерывистость в питании зяблика семенами культурных растений обнаружена давно (Блюменталь, Дольник, 1962). Наши эксперименты показывают, что длительность паузы зависит от размеров пищевых объектов.

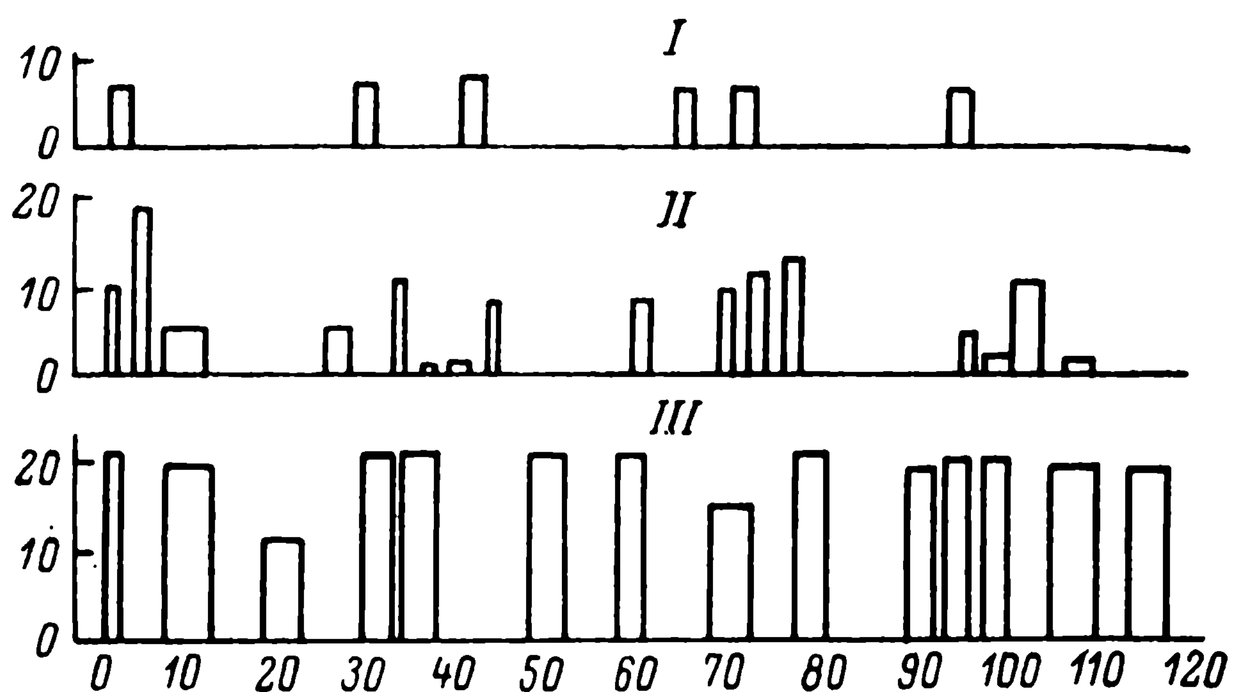


Рис. 10. Ритмы потребления зябликом семян в зависимости от их размеров.

I — крупные семена (конопля, Cannabis); *II* — средние (сосна, Pinus); *III* — мелкие (лебеда, Triplex). *По оси абсцисс* — время, мин; *по оси ординат* — число зерен, потребляемых за минуту.

Time intervals of seeds intake by the chaffinch in relation to seeds sizes: Cannabis (*I*), Pinus (*II*) and Triplex (*III*).

Abscissa — time, min; *ordinate* — number of seeds per min.

Как уже было сказано, очень голодные зяблики на оптимальной пищевой смеси заполняют емкость пищеварительного тракта в течение 20 мин. Зная массу использовавшихся в наших опытах пищевых объектов и их число, потребляемое за 1.5 ч, можно рассчитать время, которое необходимо зяблику для поедания 1 г пищи, т. е. для полного заполнения желудка при таком темпе питания (табл. 5). Оказалось, что это время почти не зависит от размеров объектов и равно 2.5 ч. Таким образом, как при питании такими мелкими семенами, как семена подорожника, так и более крупными семенами, зяблик успевает потреблять необходимое ему количество пищи.

1.6. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПЕРЕВАРИВАНИЯ ПИЩИ

Для определения скорости переваривания пищи зябликов за 4 ч до окончания кормового дня лишали пищи. За 1 ч до окончания кормового дня в клетку помещали исследуемую пищу. После окончания кормежки зяблика в коробке с сетчатым дном помещали на весы и через каждые 15 мин в течение 4 ч регистрировали массу птицы. Этот метод (Блюменталь, Дольник, 1962; Дольник, Гаврилов, 1971а) позволяет по кривой изменения массы установить продолжительность переваривания пищи. Пока пища переваривается, масса снижается быстро, после окончания переваривания она снижается медленно, с почти постоянной скоростью ночных потерь, которые известны (Дольник, 1967б). Продолжительность переваривания разных пищевых объектов варьировала от 3.75 (семена подсолнечника) до 2.5 ч (хирономиды). В среднем при питании семенами время переваривания пищи составляет 3.5 ч, а при питании мягкими насекомыми 2.5 ч.

Из сходных экспериментов, в которых перевариваемая порция пищи была разной, выяснено, что увеличение объема порции в 1.5 раза не продлевает времени ее переваривания (Блюменталь, Дольник, 1962).

1.7. КОЭФФИЦИЕНТЫ УТИЛИЗАЦИИ ПИЩИ

На ряде пищевых объектов по калорийности и массе съеденной пищи и экскрементов были определены коэффициенты усвоения зябликами лабораторной (табл. 6) и некоторых видов естествен-

Таблица 6

Калорийность и коэффициент утилизации кормов, поедаемых зябликом в лабораторных условиях

Caloric density (kcal/g dry mass) and metabolic efficiency coefficients of laboratory foods, eated by chaffinch

Вид корма	Калорийность, ккал/г сухой массы	Коэффициент утилизации	Вид корма	Калорийность, ккал/г сухой массы	Коэффициент тилизации
Семена:			Морковь (корнеплоды)	3.652	0.3200
подсолнечника	7.500	0.8412	Салат (листья)	3.600	0.3200
конопли	7.231	0.8908	Злаки (проростки).	4.500	0.3200
льна	7.115	0.7747	Рябина (ягоды)	5.050	0.3200
рапса	7.454	0.7865	Куриные яйца	6.150	0.7758
проса . . .	4.414	0.8447	Мучные черви	5.922	0.7740
канареечника .	4.387	0.8453	Творог	6.528	0.8235
одуванчика	5.105	0.7300	Мясо-костная мука	4.317	0.7111
Овсянка	4.639	0.8440			

Таблица 7

Калорийность и коэффициент утилизации естественных кормов, поедаемых зябликом

Caloric density (kcal/g dry mass) and metabolic efficiency coefficients of some natural foods, eated by chaffinch

Вид корма	Калорийность, ккал/г сухой массы	Коэффициент утилизации	Вид корма	Калорийность, ккал/г сухой массы	Коэффициент утилизации
Животный			ягоды. .	5.000	0.320
Хирономиды (имаго)	4.836	0.774	мужские сережки	5.220	0.300
Другие двукрылые (имаго)	5.740	0.667	почки.	5.430	0.300
Пилильщики (личинки)	5.136	0.720	зелень .	5.000	0.300
Бабочки (личинки)	5.500	0.750	Хвойные растения		
Бабочки (куколки)	5.030	0.713	побеги	5.330	0.300
Жуки (личинки). .	5.900	0.770	пыльца .	5.600	0.300
Полужесткокрылые	5.380	0.690	семена . .	6.380	0.800
Пауки	4.610	0.650	Злаки (семена) .	4.573	0.840
Растительный			Сложноцветные (семена) . . .	5.761	0.860
Цветковые растения			Крестоцветные (семена)	6.100	0.850
цветки	4.500	0.310	Маревые (семена) .	4.900	0.870
			Мареновые (семена)	4.500	0.820

ной пищи (табл. 7). В среднем коэффициент усвоения пищи при питании семенами составляет 0.8325, а при питании насекомыми 0.7273. Калорийность смеси насекомых, приносимых зябликами своим птенцам, на Куршской косе составляет 4.71 ккал/г сухой массы, а коэффициент утилизации — 0.774 (Дольник Т. В., 1972). На зяблике изучены коэффициенты утилизации пищи в зависимости от температуры среды и длины кормового дня (Постников, 1976). При низких температурах коэффициент утилизации пищи был выше, чем при высоких температурах, а при коротком кормовом дне выше, чем при длинном. Диапазон вариаций составляет 4.5%. Этот показатель у зябликов не изменяется при естественной вариации количества потребляемой пищи (Дольник и др., 1974).

1.8. КАЛОРИЙНОСТЬ ПИЩИ

На основании литературных источников и наших измерений составлена табл. 8, в которой приводится калорийность семян диких растений, поедаемых зябликом. Исходя из данных этой таблицы и табл. 7, где даны калорийности поедаемых зябликом кормов в природе, было рассчитано, что средняя калорийность корма в период питания семенами составляет 5 ккал/г сухой массы,

Таблица 8

Калорийность семян диких растений, поедаемых зябликом

Caloric density (kcal/g dry mass) of some wild seeds, eated by chaffinch

Растения	Калорийность, ккал/г сухой массы	Растения	Калорийность, ккал/г сухой массы
Gramineae — Злаки .	4.573	Plantaginaceae—Подорожниковые	
Setaria — щетинник	4.468	Plantago — подорожник	5.204
Cypreacea — Осоковые	5.156	Rubiaceae — Мареновые	
Carex — осока	5.196	Galium — подмаренник	4.720
Polygonaceae — Гречишные	4.682	Compositae — Сложноцветные . .	5.761
Polygonum — птичья гречиха .	4.648	Cirsium — бодяг	6.733
Rumex — щавель .	4.786	Carduus — чертополох .	6.700
Chenopodiaceae — Маревые	4.900	Tragopogon — козлобородник	6.700
Triplex — лебеда .	4.920	Sonchus — осот	6.700
Chenopodium — марь	4.913	Taraxacum — одуванчик	5.105
Amaranthaceae — Щирицевые		Arctium — репейник	4.975
Amaranthus — щирица	4.623	Семена деревьев	
Cariophyllaceae — Гвоздичные . .	4.375	Pinus — сосна	6.540
Cruciferae — Крестоцветные	4.600	Picea — ель	5.408
Brassica — капуста	6.103	Fagus — бук	5.500
Draba — крупка	6.247	Fraxinus — ясень	5.625
Rosaceae — розоцветные	4.998	Acer — клен	4.892
Leguminosae — Бобовые	4.855	Ulmus — вяз	5.100
Trifolium pratense — клевер белый . . .	4.980	Betula — береза	4.680
Euphorbiaceae — Молочайные		Alnus — ольха	4.820
Euphorbia — молочай	5.326	Семена, находящиеся в ягодах	
Malvaceae — Мальвовые .	4.988	Rubus — ежевика .	4.727
Umbelliferae — Зонтичные	6.017	Empetrum — водяника .	4.973
Labiatae — Губоцветные .	5.338	Vaccinium — черника	5.830

в перид питания насекомыми — тоже 5 ккал/г сухой массы (или 4.7 ккал/г воздушно-сухой массы семян и 1 ккал/г сырой массы насекомых). В табл. 9 показан химический состав основных кормов, поедаемых зябликом.

1.9. ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ЭНЕРГИЯ

В лабораторных экспериментах предельное количество пищи, которое зяблики могут усвоить за сутки (потенциальная энергия), было определено в 33 ккал (Гаврилов, Дольник, 1976). Потенциальная энергия определяет предел длительной устойчивости к низким температурам и ограничивает затраты энергии на продуктивные процессы (размножение, линька, миграции). Зная

Таблица 9

Состав некоторых кормов, поедаемых зябликом, %

Major composition of some chaffinch foods, per cent

Вид корма [1]	Вода	Жиры	Протеины	Углеводы	Зола	Клетчатка
Хвойные (семена)	9	56	6	24	3	2
Сложноцветные (семена)	13	40	21	10	3	13
Крестоцветные (семена)	12	55	15	10	3	5
Злаки (семена)	13	5	12	65	2	3
Бобовые (семена)	13	4	23	53	2	5
Конопля (семена)	9	34	25	20	4	8
Лен (семена)	10	40	29	13	2	6
Зелень (почки, побеги, цветы)	95	—	1.5	2.2	0.8	0.5
Ягоды	90	—	1.5	4.1	0.7	3.7
Хирономиды	80	4.5	12.0	2.0	1.5	—
Пауки	78	3.5	16.5	1.0	1.0	—
Бабочки:						
имаго	78	5.0	14.0	2.0	1.0	—
куколки	80	5.0	12.0	2.0	1.0	—
гусеницы	80	4.5	9.5	2.0	2.0	2.0
Пилильщики (личинки)	80	6.8	9.8	2.0	1.0	1.0
Жуки (личинки)	70	7.5	13.0	5.5	2.0	2.0

[1] Латинские названия приведены в табл. 3,4 и 8.

необходимые характеристики пищи и пищеварения у зяблика, можно выяснить, как зависит его потенциальная энергия от разной пищи.

Максимальное количество проходимой через пищеварительный тракт пищи можно рассчитать, исходя из его однократной емкости (1.75 г) и продолжительности прохождения пищи (3.5 ч для семян и 2.5 ч для мягких насекомых). В таком случае при продолжительности зимнего кормового дня 10 ч через пищеварительный тракт может быть пропущено 7 г пищи. При калорийности пищи, равной калорийности жирных семян (6 ккал/г), зяблик может потребить 42 ккал/сут; при калорийности 5 ккал/г — 35 ккал/сут и при калорийности семян 4 ккал/г — 28 ккал/сут. При коэффициенте утилизации 0.8 потенциальная энергия соответственно составит 33.6, 28.0 и 22.4 ккал.

Приняв за максимальную скорость поедания пищи число объектов, поедаемых зябликом за первые 15 мин после 2 ч голода, и зная число этих объектов в 1 г, можно рассчитать время, необходимое для потребления 7 г пищи (табл. 5). Такие корма, как сосна, лебеда, подмаренник, ольха поедаются с достаточной скоростью, чтобы не ограничивать потенциальную энергию даже при коротком зимнем дне. Но семена березы, например, могут быть съедены за зимний день в количестве, равном лишь половине потенциальной энергии (тут сказывается отсутствие у зяблика узкой специализации ротового аппарата). Чечетка, например, существует зимой

на этих семенах при более коротком дне. Даже при питании такими мелкими семенами, как семена лебеды и подмаренника (одни из основных объектов питания зяблика зимой), зяблик может успеть потребить за зимний день 7 г пищи.

1.10. СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ПИТАНИЯ

Суточные ритмы питания зябликов изучены очень подробно (Блюменталь, Дольник, 1962; Блюменталь, 1971; Дольник Т. В., 1971; Гаврилов, Дольник, 1974; Дольник и др., 1974). В этих работах показано, что суточные ритмы питания зяблика двухфазные, с пиками в начале и в конце дня и снижением потребления пищи в середине дня. Установлено, что основа такого ритма питания —

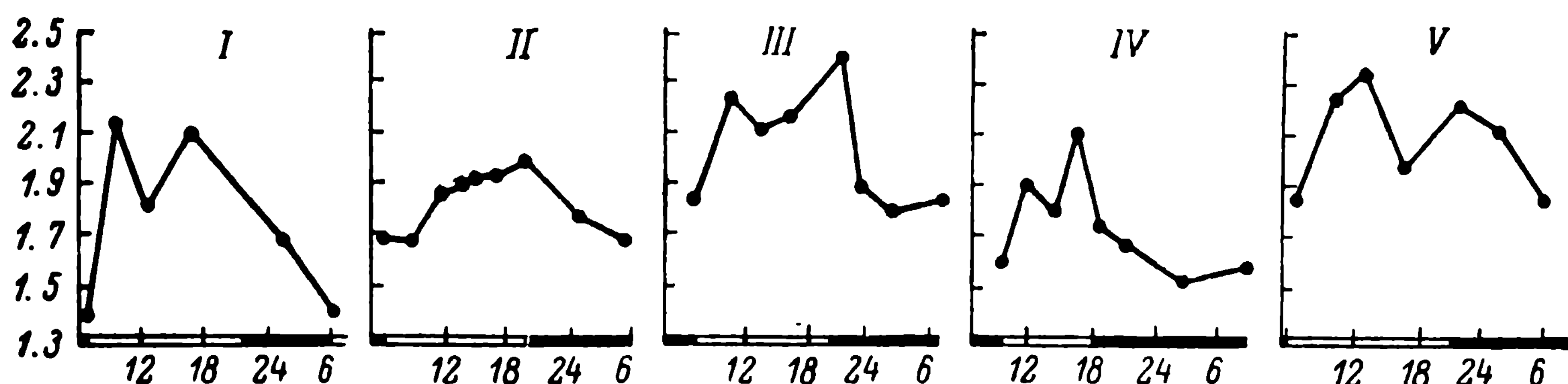


Рис. 11. Сезонные изменения суточных ритмов массы кишечника у зябликов.

I — линька; *II* — осенняя миграция (жирные птицы); *III* — то же (тощие); *IV* — зима; *V* — весенняя миграция. *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — масса кишечника, г.

Seasonal changes of the daily rhythms of intestine mass in chaffinches.

I — moult; *II* — autumnal migration, fat birds; *III* — the same, tin birds; *IV* — winter; *V* — vernal migration. *Abscissa* — hours of day; *ordinate* — intestine mass, g.

эндогенная. Циркадный ритм питания также двухпиковый (Дольник Т. В., 1971).

У птиц, содержащихся в вольерах, во все сезоны года изменения массы кишечника характеризуются суточной ритмичностью, несомненно указывающей на то, что ритм потребления пищи у них — двухпиковый (рис. 11).

Зимой при коротком кормовом дне пики сближаются и могут сливаться. Во время миграций у жирных птиц утренний пик редуцируется, но у тощих проявляется. Ритм питания зябликов в естественных условиях можно установить на основании изменения массы тела птиц, пойманных в течение дня, так как основной источник колебания их массы — количество пищи в пищеварительном тракте (Блюменталь, Дольник, 1962).

В лабораторных условиях изучалась роль суточного ритма питания у зябликов в поддержании стабильной массы тела при изменяющихся условиях. Кормовая активность рассчитывалась по трем показателям: изменению массы кишечника, числу посещений кормушки (регистрируемому автоматически) и измерению

количества пищи, убывавшему в стеклянном мерном цилиндре по мере выедания ее зябликом. Птиц подвергали энергетическим нагрузкам, помещая их на ночь в низкие температуры (7°), в то время как температура днем и до опыта была 20—22°.

До начала температурных воздействий (рис. 12, *I*) ритм потребления пищи был двухпиковым. Под действием низкой ночной температуры в первый день ночные потери массы тела возрастали, и утренняя масса тела зябликов оказывалась ниже обычной. Зяблики компенсировали потерю своей массы увеличением утреннего пика кормежки и продлением ее до середины дня так, что образовывался третий, дополнительный пик. В последующие дни опыта дополнительный пик постепенно исчезал, и необходимое для поддержания той же массы тела большее количество пищи зяблики получали благодаря постепенному увеличению вечернего пика кормежки. Через 5 сут ритм питания стал снова двухпиковым (рис. 12, *II*). После этого ночные охлаждения прекратили и температура ночью была 22°. Ночные потери массы тела сократились, и утренняя масса оказалась выше обычной. В тот же день утренний пик кормежки редуцировался, а вечерний остался без изменений (рис. 12, *III*). В последующие дни вечерний пик постепенно сокращался, а утренний увеличивался (рис. 12, *IV*).

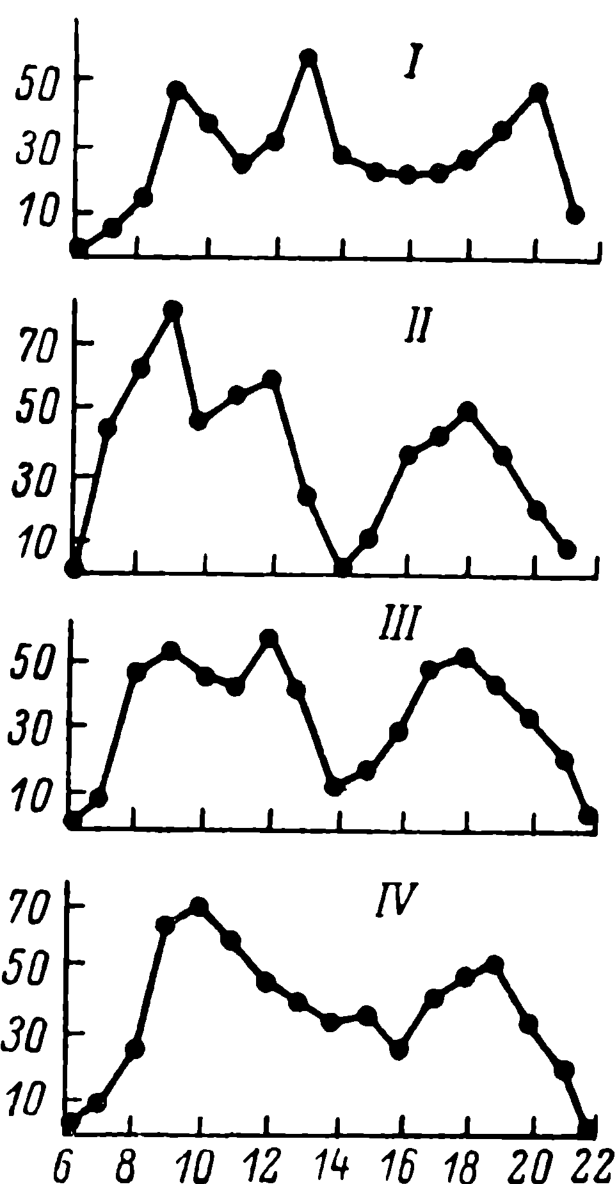


Рис. 12. Изменение суточного ритма питания у зябликов под влиянием температуры среды.

I — 1-й день при температуре 7°ночью, 20—22° днем; *II* — 5-й день при том же режиме; *III* — 1-й день при температуре 20—22° круглосуточно; *IV* — 5-й день при том же режиме. *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — число посещений кормушки в час.

Modifications of the daily rhythm of the chaffinch feeding activity by ambient temperatures.

I — daily temperature 20—22°, nightly one 7°' first day; *II* — the same conditions, fifth day; *III* — daily and nightly temperatures 20—22°; first day; *IV* — the same conditions, fifth day. *Abscissa* — hours of day; *ordinate* — number of visits into feeding box per hour.

Таким образом, вечерняя кормежка у зяблика более устойчива к неожиданным колебаниям внешних условий. Количество съедаемой вечером пищи таково, что обеспечивает постоянство утренней массы при неизменных условиях. Если устанавливаются новые условия, то вечерний пик медленно изменяется сообразно с новыми условиями. Утренняя кормежка у зяблика

более изменчива. Количество съеденной утром пищи сразу изменяется, если утренняя масса тела зяблика отклоняется от стандартной. При необходимости утренняя кормежка затягивается, для чего используется часть дневной паузы. При этом может образовываться третий, дополнительный пик кормежки. В отличие от вечернего пика утренний служит для быстрой компенсации неожиданных изменений расхода энергии. В естественных условиях было неоднократно показано, что изменение массы тела зябликов во время миграции также компенсируется модификациями утреннего пика (Блюменталь, Дольник, 1962; Дольник, 1975).

Глава 2

ЭНЕРГЕТИКА ЗЯБЛИКА В НЕПРОДУКТИВНЫЕ СЕЗОНЫ

ENERGETICS OF THE CHAFFINCH DURING NON-PRODUCTIVE SEASONS

ABSTRACT

1. Data on the energy intake and expenditure in caged chaffinches are compiled from several recent publications and discussed with respect to various levels of activities, thermal conditions and seasons.

2. Potential energy in chaffinch is 33 kcal/day in ambient temperatures range from —27° (lower critical limit of tolerance to cold) to 13°. It decreases 1 kcal/°C·day in range 13—36°. There are no seasonal variations of potential energy.

3. Existence energy (kcal/day) is 21.0—0.333 T_A during spring and summer, and 20.5—0.535 T_A during winter.

4. Potential productive energy increases from 0 at T_A=—26° to 15 kcal/day at T_A 13°, and it decreases to 0 at 35°.

5. Lower thermal conductance (h_l) in chaffinch is 0.453 kcal/°C·day, and varies seasonly from 0.525 (moulting period) to 0.366 kcal/°C·day (postmoulting period).

6. Upper thermal conductance (h_u) in chaffinch is 1.0 kcal/°C·day.

7. Lower critical temperature varies from 20 to 25°. Upper critical temperature varies from 36 to 37°.

8. True basal metabolic rate is 7.73 kcal/day, *BMR* varies seasonly from 9.94 kcal/day (moulting period) to 7.68 kcal/day (premoulting period). During daytime *BMR* is 9.44 kcal/day.

9. Strandard metabolic rate at T_A=0° varies from 15.30 kcal/day (postmoulting period) to 21.12 kcal/day (moulting period).

10. Energy cost of food intake activity in cage is 0.032 kcal *EMR* per 1 kcal *GEI*.

11. Energy cost of food and water up-warming is 1.45 kcal/day at T_A=0° and 0.19 kcal at T_A=30°.

12. Energy expenditure in hops and walking activity is 1.45 *BMR*, and energy cost of flight is 12 *BMR*.

13. Energy expenditure in posture of ready for action (kcal/day) is 20.4—0.352 T_A (1.30 *BMR*).

14. Body temperature in chaffinch varies from 36° (hypothermia) through 39.4° (night-time standard), 40.6° (day-time standard), 42.5° (at upper critical temperature), 44° (in flight) to 46° (upper lethal temperature).

15. The model of activities composition in chaffinch existence metabolism (fig. 16) and energy model of species (fig. 17) were calculated and discussed.

В течение последних десяти лет в нашей лаборатории энергетика зяблика изучалась во многих аспектах. Данные по энергетике этого вида содержатся в серии публикаций, посвященных разным вопросам (Дольник, 1967г; Дольник, Гаврилов, 1967, 1969, 1971а, 1971б; Дольник и др., 1969, 1974; Гаврилов, 1969, 1972а, 1972б, 1974а, 1974б; Гаврилов, Дольник, 1974, 1976). В этих работах применяли в основном два метода — измерение потребления кислорода и измерение потребления пищи, описание которых дано в работах Гаврилова с соавторами (1971), Дольника и Гаврилова (1971а), Гаврилова и Дольника (1974, 1976).

В связи с завершением изучения энергетики этого вида в условиях лаборатории и на уровне особи мы предприняли в рамках данной главы ревизию всех имеющихся в нашем распоряжении данных по энергетике зябликов в непродуктивные сезоны. Цель настоящей главы — показать разработку количественных характеристик биоэнергетики вида применительно к задачам полевых экологических исследований.

2.1. ПОТОК ЭНЕРГИИ ЧЕРЕЗ ОРГАНИЗМ ПТИЦЫ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

Вся потребленная пища после ряда преобразований в организме оказывается в трех формах: экскрементов, биомассы птицы и теплоты, рассеиваемой в окружающее пространство (рис. 13). Полное содержание энергии в пище соответствует тому количеству тепла, которое выделяется при сжигании ее в кислороде. Энергия, содержащаяся в съеденной за одни сутки пище, называется большой энергией (*GEI*). Она служит источником потока энергии в организме. Часть большой энергии не усваивается птицей, во-первых, потому что она находится в форме веществ, для расщепления которых у данного вида или в данный сезон нет соответствующих ферментов, во-вторых, потому что часть доступной для усвоения энергии не успевает усвоиться за время пребывания пищи в пищеварительном тракте. Эта энергия выходит в окружающую среду с экскрементами. При окислении протеинов в организме образуется урин, который выводится и в клоаке смешивается с экскрементами. Выведенная с фекалиями и урином в течение суток энергия — экскреторная энергия. Отношение разности между большой и экскреторной энергиями к большой энергии дает коэффициент утилизации пищи. У птиц он обычно равен 0.8, но может варьиро-

вать в зависимости от состава пищи, состояния птицы и внешних условий (Постников, 1976; Kendeigh et al., 1977).

Усвоенная за сутки птицей энергия (большая энергия минус экскреторная) называется метаболизированной энергией (*ME*). Она обеспечивает все энергетические потребности птицы в течение

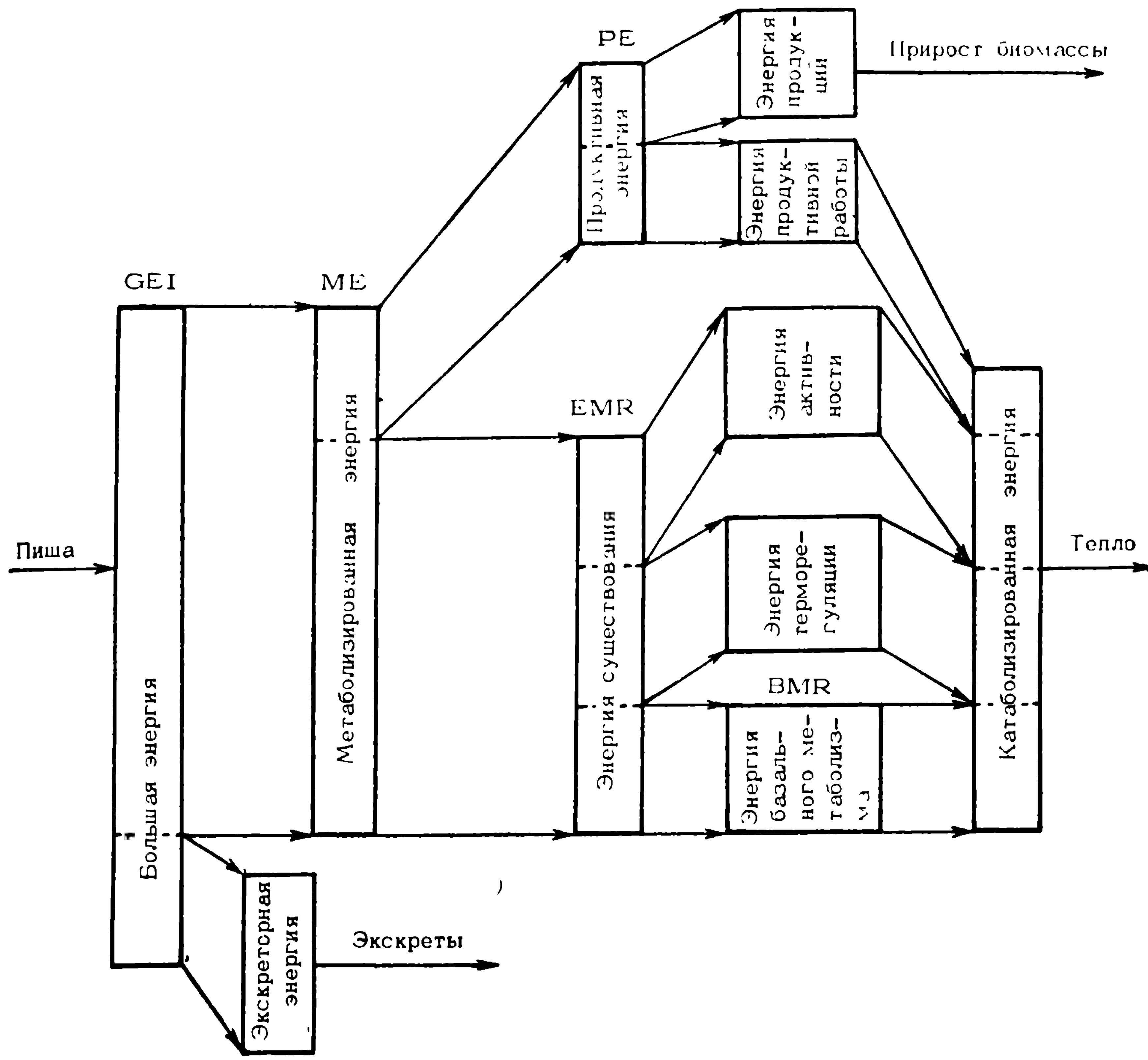


Рис. 13. Схема потока энергии в организме взрослой птицы.

Generalized diagram of the energy flow in an adult bird.

суток. В разные дни метаболизированная энергия колеблется как под влиянием внешних условий, так и при изменении физиологического состояния птицы. Расход энергии также варьирует в разные дни. Если расход энергии выше, чем ее потреблено из пищи (отрицательный энергетический баланс), то недостаток энергии компенсируется поступлением ее из энергетических депо птицы. Если энергетический баланс положительный, избыток энергии откладывается в энергетические депо. При нулевом энергетическом балансе утренняя (до начала кормежки) масса тела

остается постоянной день за днем. Метаболизированная энергия, измеренная при неизменной утренней массе тела, называется ежедневным энергетическим бюджетом птицы (*DEB*).

Продуктивные процессы (рост, увеличение массы тела, линька, миграция, охрана территории, токование, синтез половых продуктов, насиживание и выкармливание птенцов) требуют дополнительной продуктивной энергии (*PE*). Часть продуктивной энергии (продукция) накапливается в форме биомассы (тела, жировых резервов, яиц, новых перьев). Остальная продуктивная энергия рассеивается в форме тепла при синтезе этих веществ, либо при осуществлении поведения, связанного с продуктивными процессами.

Благодаря стандартизации условий измерений выделяют те энергетические бюджеты, при которых птица только поддерживала свое существование и не тратила энергии на продуктивные процессы. Измеренная при таких условиях потребленная из пищи энергия — это энергия существования (*EMR*). Она расходуется на поддержание базальных физиологических процессов в организме, регуляцию температуры тела, питание, поиск, сбор и обработку пищи, согревание пищи в организме и ее переваривание и на необходимые для поддержания жизни локомоции (суточные перемещения, чистка оперения, социальные контакты, реакции на хищников и т. п.).

Расход энергии измеряется часто по потреблению птицами кислорода, идущего на окисление питательных веществ пищи или энергетических депо организма. Суточный расход энергии называется катаболизированной энергией (*CE*). Ее постоянную часть составляет расход энергии на поддержание фундаментальных физиологических процессов (базальный метаболизм, *BMR*). Он измеряется у спящих ночью птиц, находящихся в постабсорбтивном состоянии, при температурах среды, не вызывающих тепловой или холодовой нагрузки. Если измерение проводят при температурах среды, при которых для поддержания постоянной температуры тела затрачивается дополнительная к базальному метаболизму энергия, то расход энергии называется стандартным метаболизмом (*SMR*). Разность между стандартным и базальным метаболизмом представляет собой энергию терморегуляции. Изменение стандартного метаболизма или энергии терморегуляции при изменении температуры среды на 1° называется теплопроводностью.

Потребление и расход энергии у птиц имеют суточную периодичность, поэтому естественный временной интервал для их выражения — сутки, а основная биоэнергетическая единица — ккал/птицу·сут; 1 ккал/птицу·сут$=4.85\cdot10^{-2}$ вт; 1 ккал энергетического резерва $=4187$ дж.

2.2. ПОСТУПЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ

2.2.1. ЭНЕРГИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Энергия существования зяблика в клетке зависит от температуры среды. Форма зависимости — линейная, обратно пропорциональная, но в зоне некоторых температур она искривляется. Летом форма зависимости энергии существования от температуры среды линейная. Весной она близка к линейной в диапазоне температур от 0 до 20°, а при более высоких температурах становится пологой. Осенью характер зависимости такой же, как весной, но перегиб происходит при температуре 15°. Зимой в диапазоне от —25 до 15° зависимость линейная, а при температурах выше 15° энергия существования не зависит от температуры среды. Зависимость при температурах среды выше 15—20° явно образует ряд: лето, весна, осень, зима, в котором точка перегиба смещается в сторону более низких температур среды, а ее форма при температурах среды выше точки перегиба стремится стать все более пологой, вплоть до образования зимой термонейтральной зоны (т. е. такого диапазона температур среды, в пределах которого энергия существования не изменяется при изменении температуры среды). Этот ряд находится в прямой зависимости от соотношения светлого и темного периодов суток в течение года. Как будет показано ниже, тенденция к образованию термонейтральной зоны и более крутому «наклону» зависимости при температурах среды ниже 15—20° обусловлена возрастанием доли ночного *SMR* в ежедневном бюджете энергии зяблика.

С экологической точки зрения наиболее важно знать, как изменяется энергия существования в пределах тех температур среды, при которых живут зяблики в естественных условиях в каждый из сезонов года. В этих температурных пределах зависимость энергии существования от температуры среды оказывается линейной, что позволяет ее выразить простым уравнением:

$$EMR \text{ (ккал/птицу · сут)} = a - b \cdot T_A, \text{ где}$$

T_A — температура среды; a и b — экспериментально найденные коэффициенты, из которых a — энергия существования при температуре среды 0°, а b — изменение энергии существования при изменении температуры среды на 1° (т. е. b — теплопроводность зяблика при обычном существовании).

Результаты наших измерений дают следующие значения энергии существования у зябликов (в скобках приведен диапазон температур среды, в пределах которого энергия существования изменяется линейно):

juv	июнь—июль	T_A от 0 30°	$EMR = 22.4 - 0.411\ T_A$
ad	июнь	T_A от 0 до 30°	$EMR = 21.0 - 0.333\ T_A$
ad + sad	сентябрь—ноябрь	T_A от —12 до 20°	$EMR = 21.0 - 0.500\ T_A$
ad + sad	декабрь—февраль	T_A от —27 до 15°	$EMR = 20.5 - 0.535\ T_A$
ad + sad	март—май	T_A от 0 до 20°	$EMR = 21.7 - 0.435\ T_A$

При одинаковых размерах (одинаковой тощей массе тела) не обнаружено различий в энергии существования самок и самцов. В среднем самцы тяжелее самок на 1.9 г.

2.2.2. ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ЭНЕРГИЯ

Максимальное количество энергии, которое птица может усвоить из пищи, называется потенциальной энергией. Она зависит от особенностей пищеварительной системы (скорости захвата пищи и ее обработки, переваривания, всасывания и т. п.), калорийности пищи и коэффициента ее утилизации. Потенциальную энергию определяют путем измерения метаболизированной энергии у птиц, постепенно помещаемых в условия все более низких температур среды до тех пор, пока не будет достигнута такая температура среды, при которой птицы не способны поддерживать постоянную массу тела.

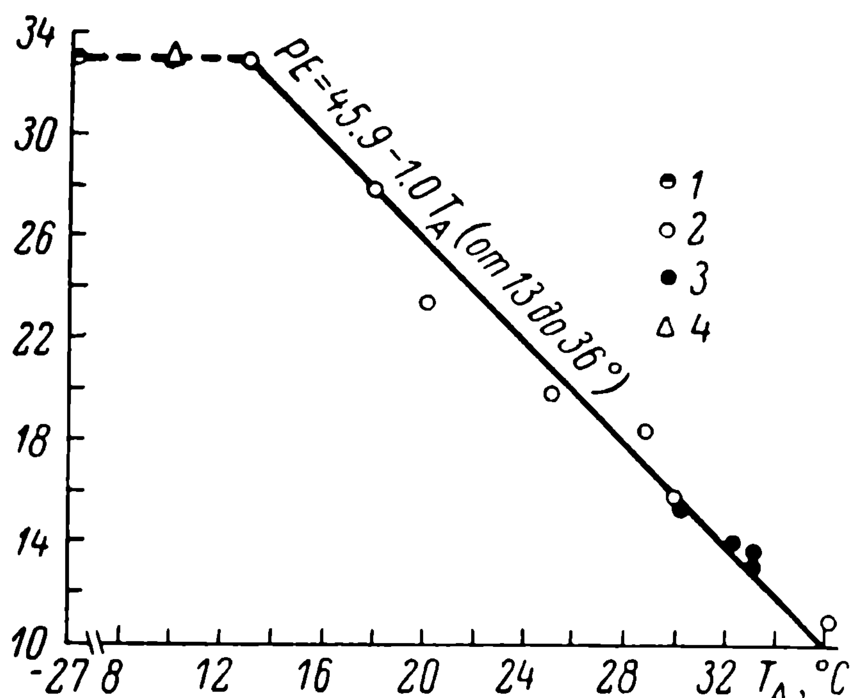


Рис. 14. Потенциальная энергия зяблика (ккал/сут; *по оси ординат*) при разных температурах среды (T_A).

Значения получены при измерении максимального потребления пищи в следующих условиях: при низких температурах среды (*1*), после стимуляции метаболизма тироксином (*2*), торможении линьки высокими температурами среды (*3*) и у лишенных перьев птиц (*4*).

Potential energy in chaffinch (kcal/day; *ordinate*) under various ambient temperatures.

Potential energy was calculated on base of maximum food intake under several experimental conditions: sublethal ambient temperatures (*1*), activation of metabolism by thyroxin injection (*2*), depression of the moult rate by high ambient temperatures (*3*) and on birds without plumage cover (*4*).

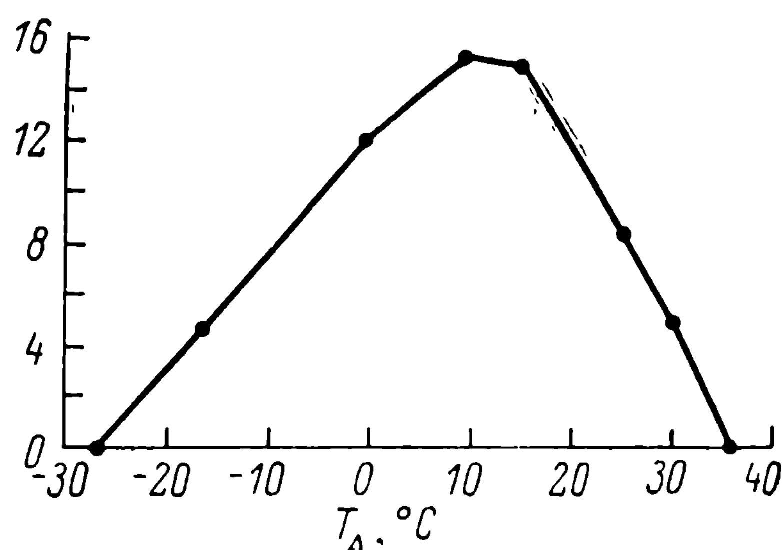


Рис. 15. Потенциальная продуктивная энергия (ккал/сут; *по оси ординат*) зяблика при разных температурах среды (T_A).

Potential productive energy in chaffinch (kcal/day; *ordinate*) under various ambient temperatures.

По нашим измерениям у неакклиматизированных к холоду зябликов потенциальная энергия на оптимальной пищевой смеси составляет 33.4 ккал/птицу·сут зимой при 9-часовом кормовом дне и 33.0 ккал/птицу·сут летом при 18-часовом кормовом дне (Гаврилов, Дольник, 1976), т. е. у зяблика нет сезонных изменений потенциальной энергии. Эти значения были получены при кормлении

зябликов куриным яйцом (6.15 ккал/г сухой массы, коэффициент усвоения 0.78). Если зяблик питается семенами с высоким содержанием жиров, например семенами подсолнечника (калорийность 7.50 ккал/г; коэффициент усвоения 0.84), потенциальная энергия может достигать 46.7 ккал/птицу·сут. При питании нежирными семенами, например просом (калорийность 4.41 ккал/г; коэффициент усвоения 0.84), потенциальная энергия значительно ниже — 27.5 ккал/птицу·сут.

Как зависит потенциальная энергия птиц от температуры среды, до сих пор оставалось неизвестно. Нет никаких причин, по которым зяблик не мог бы потребить за день одинаковое количество пищи при любых пригодных для жизни температурах среды. Но чем выше температура среды, тем труднее ему рассеить потребленную энергию, и при каких-то высоких температурах он не сможет рассеивать за сутки 33 ккал. Чтобы установить предельное количество энергии, которое может рассеить зяблик, мы в летний период производили измерение метаболизированной энергии при разных температурах среды после искусственного повышения метаболизма инъекциями тироксина. Потенциальной считали такую метаболизированную энергию, при которой зяблики еще могли сохранять жизнеспособность. В результате были получены значения потенциальной энергии при некоторых температурах среды (рис. 14). При изучении влияния температуры среды на скорость линьки у зябликов было выяснено, что линька замедляется при помещении зябликов в высокие температуры (Гаврилов, Дольник, 1974) и причина этого — нехватка потребленной энергии. Объединив данные всех этих измерений предельного потребления энергии зябликами при различных температурах среды, получаем, что в диапазоне температур среды от —27 до 12° потенциальная энергия постоянна и составляет 33 ккал/птицу·сут, а в диапазоне температур 13—36° она понижается на 1 ккал с повышением температуры среды на 1° (рис. 14).

2.2.3. ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ

Потенциальная продуктивная энергия — это разность между потенциальной энергией и энергией существования. Она определяет верхний предел расхода энергии на продуктивные процессы или на терморегуляцию при низких температурах среды. Эта разность зависит от температуры среды (рис. 15). Самой высокой потенциальной энергией зяблик располагает при температуре среды 10—15° В этой температурной зоне она составляет 15 ккал/птицу·сут и примерно равна энергии существования при тех же температурах. При понижении температуры среды потенциальная продуктивная энергия почти линейно сокращается, так как возрастает расход энергии на терморегуляцию. И температурах выше 15° потенциальная продуктивная энергия также линейно сокращается, поскольку количество тепловой энергии, которое зяблик

способен рассеить, ограничено и уменьшается с возрастанием температуры среды. При температурах среды ниже —26 и выше 35 зяблик не располагает энергией сверх энергии существования и, следовательно, не способен ни к какой продуктивной деятельности.

2.2.4. УСТОЙЧИВОСТЬ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Длительная устойчивость к холоду определяется тем пределом, до которого может возрастать потребление энергии из пищи, т. е. потенциальной энергией. Критическая температура (нижняя граница температурной устойчивости) может быть рассчитана как температура среды, при которой энергия существования равна потенциальной энергии. Эта граница при питании куриными яйцами равна —27°. Если пища менее калорийная и потенциальная энергия составляет 27.5 ккал/птицу·сут (при питании просом, например), то нижняя граница сдвигается до —13°, а при очень калорийном корме (семена подсолнечника) она сместится до —49° И действительно, зяблики, питавшиеся жирными семенами, переносили зимовку в открытой уличной вольере в г. Свердловске (56° с. ш.) при длине кормового дня менее 8 ч и температурах воздуха временами ниже —40° (Постников, 1975).

Как и другие Fringillidae, зяблик очень устойчив к низким температурам среды. Однако устойчивость для него не столь актуальная, как для многих Carduelinae, у которых часть птиц зимуют в суровых условиях. Зяблик не может зимовать севернее границы снегового покрова, определяемой изотермой 0°, поскольку он приспособлен к сбору пищи на земле и для него страшны снегопады. В пределах зимовочного ареала зяблика даже кратковременные морозы не достигают —20°.

2.3. РАСХОД ЭНЕРГИИ

Зяблик расходует энергию существования на поддержание базальных физиологических процессов, на сбор, обработку и переваривание пищи, на необходимые для поддержания жизнедеятельности активности и, если побочной теплопродукции от этих процессов недостаточно для поддержания температуры тела, на терморегуляцию.

Расход энергии при разных уровнях активности рассчитывался на основании измерений потребления зябликами кислорода.

2.3.1. БАЗАЛЬНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ

Базальный метаболизм (*BMR*) — это минимальная скорость расхода энергии спящей птицей. Он отражает расход энергии на фундаментальные физиологические процессы, и поэтому уровень его изменяется при смене физиологических состояний.

Мы измеряли базальный метаболизм зябликов во все сезоны года. При измерениях в ночное время (температура среды 22—32°) получены следующие значения *BMR* (ккал/птицу·сут):

juv	до линьки	июнь—июль	$BMR=8.74 \pm 0.48$
juv	линька	август—сентябрь	$BMR=9.94 \pm 0.62$
ad	до линьки	июнь	$BMR=7.68 \pm 0.22$
ad	начало линьки	июль	$BMR=9.12 \pm 0.68$
ad	середина линьки	август	$BMR=8.26 \pm 0.41$
ad	конец линьки	сентябрь	$BMR=8.06 \pm 0.37$
ad+sad	осенняя миграция	октябрь	$BMR=7.97 \pm 0.36$
ad+sad	после осенней миграции	ноябрь	$BMR=7.54 \pm 0.24$
ad+sad	зимнее состояние	декабрь—февраль	$BMR=9.10 \pm 0.29$
ad+sad	перед весенней миграцией	март	$BMR=9.04 \pm 0.36$
ad+sad	весенняя миграция	апрель—май	$BMR=9.08 \pm 0.42$
ad	размножение	июнь	$BMR=9.88 \pm 0.84$
ad	неразмножающиеся	май—июнь	$BMR=8.01 \pm 0.37$

BMR был высоким во время линьки, у размножающихся птиц, зимой и у молодых птиц, т. е. у зябликов *BMR* повышается, если происходят продуктивные процессы или увеличивается объем продуцирующих тепло тканей. Объединяя данные о *BMR* в те сезоны года, когда этих нагрузок не было, получаем базальный метаболизм в строгом значении термина:

$$BMR = 7.73 \text{ ккал/птицу} \cdot \text{сут.}$$

Расход энергии зябликами в темноте при постоянной температуре среды и отсутствии пищи характеризуется циркадным ритмом: днем (особенно в начале и конце дня) расход энергии выше, чем ночью (особенно в середине ночи). Суммировав все данные о *BMR* зябликов, измеренному днем, мы получили уровень дневного *BMR* в непродуктивные периоды года:

$$DBMR = 9.44 \pm 0.76 \text{ ккал/птицу сут.}$$

Днем *BMR* зяблика на 22.12% выше, чем ночью.

2.3.2. ГРАНИЦЫ ТЕРМОНЕЙТРАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Теплоты *BMR* зяблику достаточно для поддержания постоянной температуры тела при определенной температуре среды, называемой нижней критической температурой (T_{lc}), или нижней границей термонейтральной зоны. При повышении температуры среды теплота *BMR* становится избыточной, но зяблик в некотором диапазоне температур (называемом термонейтральной зоной) рассеивает эту теплоту, увеличивая теплоотдачу. Птица прижимает перья к телу, вытесняя заключенный между ними воздух, и этим увеличивает теплопроводность покровов. Усиливая испарение воды, зяблик только испарением рассеивает в начале термонейтральной зоны 15—18%, а в конце ее до 60% тепла. Остающийся небольшой избыток тепла рассеивается путем повышения

температуры тела от 39.8° в начале термонейтральной зоны до 42.5° в ее конце.

Температура среды, при которой этих трех механизмов, усиливающих теплоотдачу, уже недостаточно для сохранения теплового баланса (т. е. зяблики становятся неспособными уравновесить неизменную теплоту *BMR*), называется верхней критической температурой, или верхней границей термонейтральной зоны (T_{uc}). При более высоких температурах среды зяблик для сохранения теплового баланса вынужден применять «принудительное» испарение воды, требующее активации метаболизма сверх уровня *BMR*.

В силу сезонных различий в теплопроводности и уровне *BMR* границы термонейтральной зоны у зябликов варьируют. Нами были получены следующие экспериментальные данные по сезонному изменению T_{lc} и T_{uc} (°С):

juv	до линьки	июнь—июль	от 21.5 до 36°
juv	линька	август—сентябрь	от 20.5 до 37°
ad	до линьки	июнь	от 21.5 до 36°
ad	начало линьки	июль	от 22 до 37°
ad	середина линьки	август	от 24.5 до 37°
ad	конец линьки	сентябрь	от 25 до 37°
ad+sad	осенняя миграция	октябрь	от 20 до 36°
ad+sad	после осенней миграции	ноябрь	от 21 до 36°
ad+sad	зимнее состояние	декабрь—февраль	от 20 до 36°
ad+sad	весенняя миграция	апрель—май	от 20 до 36°
ad	неразмножающиеся	июнь	от 22 до 36°

Спящий зяблик находится под воздействием теплового стресса при $T_A > 36—37°$ и под воздействием холодового стресса при $T_A < 20—25°$.

2.3.3. СТАНДАРТНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ

Спящий зяблик при $T_A < T_{lc}$ расходует на поддержание постоянной температуры тела часть энергии существования. В пределах одного сезонного состояния и одной позы эта энергия терморегуляции увеличивается линейно с понижением температуры среды. Выбрав для проведения измерений какую-либо одну температуру среды (в нашем случае 0°), мы получаем значения стандартного метаболизма зяблика при 0°. В разные сезоны года эти значения варьируют вследствие изменения теплопроводности покровов (Дольник, Гаврилов, 1969, 1971а; Дольник и др., 1969, 1974; Гаврилов и др., 1970; Гаврилов, 1974б; Гаврилов, Дольник, 1974, 1976). Установлены следующие вариации стандартного метаболизма при 0° ($M \pm S.\ E.$, первая цифра) и энергии терморегуляции при 0° (вторая цифра) у зябликов (ккал/птицу·сут):

juv	до линьки	июнь—июль	18.82 ±0.64	10.08
juv	линька	август—сентябрь	20.40 ±0.61	10.46
ad	до линьки	июнь	16.61 ±0.52	8.93
ad	начало линьки	июль	19.92 ±0.60	10.30

ad	середина линьки	август	21.12±0.68	12.86
ad	конец линьки	сентябрь	21.00±.072	12.94
ad+sad	осенняя миграция	октябрь	15.30±0.43	7.33
ad+sad	после осенней миграции	ноябрь	15.60±0.39	8.06
ad+sad	зимнее состояние	декабрь—февраль	18.40±0.52	9.30
ad+sad	весенняя миграция	апрель—май	18.00±0.63	9.00
ad	неразмножающиеся	июнь	17.50±0.54	9.49

Энергия терморегуляции при 0° (разность между *SMR* при 0° и *BMR*) летом до линьки у взрослых птиц меньше, чем у молодых; на время линьки она увеличивается, а после ее окончания, в связи с улучшением теплоизолирующих свойств оперения, оказывается самой низкой за год. В последующие месяцы расход энергии на терморегуляцию несколько возрастает. Для расчета расхода энергии на терморегуляцию при любой $T_A < T_{lc}$ нужно знать теплопроводность спящих зябликов, которая рассчитывается путем деления *SMR* при 0° на температуру тела (T_B=40°), или путем деления энергии терморегуляции при 0° на T_{lc}. В ночное время получены следующие значения теплопроводности (h_l, ккал/птицу·сут·°С):

juv	до линьки	июнь—июль	h_l=0.469
juv	линька	июль	h_l=0.510
ad	до линьки	июнь	h_l=0.415
ad	начало линьки	июль	h_l=0.468
ad	середина линьки	август	h_l=0.525
ad	конец линьки	сентябрь	h_l=0.518
ad+sad	осенняя миграция	октябрь	h_l=0.366
ad+sad	после осенней миграции	ноябрь	h_l=0.384
ad+sad	зимнее состояние	декабрь—февраль	h_l=0.465
ad+sad	весенняя миграция	апрель—май	h_l=0.450
ad	неразмножающиеся	июнь	h_l=0.431

Расход энергии спящими птицами (*M*) при любой T_A ниже T_{lc} можно вычислить, подставляя значения *SMR* и h_l для данного сезона в формулу:

$$M = SMR - h_l \cdot T_A \text{ или } M = h_l (T_B - T_A).$$

У содержащихся в клетках птиц бóльшая часть энергии существования расходуется на базальный метаболизм и терморегуляцию. В термонейтральной зоне (при T_A 20—30°) *EMR* приблизительно равна 12 ккал/сут. Из них 7.7 ккал (64%) расходуются на базальный метаболизм. При 0° *EMR* равна 21 ккал/сут, из которых те же 7.7 ккал (37%) расходуются на базальный метаболизм и до 8 ккал (38%) на терморегуляцию. На все формы активности — потребление, сбор и обработку пищи, локомоции и уход за собой — зяблик в клетке расходует всего лишь 25—35% энергии существования.

2.3.4. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ

В процессе потребления пищи, ее сбора, обработки, переваривания расходуется энергия. С другой стороны, в процессе усвоения пищи возникают эндотермические реакции, при которых выделяется тепло, так называемое специфическое динамическое действие пищи (*SDA*).

2.3.4.1. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА СБОР И МЕХАНИЧЕСКУЮ ОБРАБОТКУ ПИЩИ

Затраты энергии на сбор и механическую обработку корма в условиях клетки у зябликов определяли как разность между метаболизированной энергией взрослой птицы, выкармливающей в клетке 9 птенцов в возрасте 9—11 сут, и метаболизированной энергией одиночной взрослой птицы (Дольник Т. В., 1972). Зяблики кормили птенцов смесью из хирономид, мучных червей, куриного яйца и семян культурных растений. Перед тем как передать корм птенцам, зяблики обрабатывают его так же, как они это делают перед заглатыванием пищи. В этих опытах метаболизированная энергия зябликов возрастала в среднем на 4 ккал/сут; за счет этой энергии они собирали, обрабатывали и передавали птенцам с пищей 125 ккал. Таким образом, на сбор и обработку пищи, содержащей 1 ккал, в условиях клетки зяблик затрачивает 0.0320 ккал своей энергии. Отсюда можно заключить, что при питании в условиях клетки (с коэффициентом утилизации пищи 0.8) 4% энергии существования расходуется на сбор и обработку пищи. В естественных условиях на эти процессы должно расходоваться столько же энергии, однако затраты энергии на перемещение при поиске корма могут быть и больше.

2.3.4.2. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА СОГРЕВАНИЕ ПОТРЕБЛЕННОЙ ПИЩИ И ВОДЫ

Удельная теплопроводность семян — 0.6 кал/г·°С, насекомых — 0.8 и воды — 1 кал/г·°С. Для получения 1000 кал энергии существования зяблик съедает 0.25 г семян или 0.84 г насекомых. Он потребляет (получает из пищи и в чистом виде) при температурах среды 10—15° около 12 мл воды в сутки, т. е. около 1 мл на каждую 1000 кал энергии существования. Для того чтобы согреть в организме на 1° то количество пищи и воды, которое необходимо для получения 1000 кал энергии существования, зяблику требуется 1.15—1.67 кал тепла (0.14%). Зависимость *EMR* от T_A известна, а температура тела зябликов постоянна, следовательно, можно рассчитать, сколько энергии зяблик тратит на согревание пищи и воды на (T_B—T_A) градусов. При 0°, потребляя 25.6 ккал большой энергии, зяблик расходует на согревание пищи и воды 1.45 ккал, а при 30°, потребляя 13.8 ккал энергии, — 0.19 ккал,

т. е. от 7 до 2% усвоенной энергии. Затраты энергии на согревание пищи (E_h) можно рассчитать по формуле

$$E_h = 0.0014\ GEI\ (40° - T_A),$$

где 40° — температура тела.

2.3.4.3. ЭНЕРГИЯ СПЕЦИФИЧЕСКОГО ДИНАМИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ ПИЩИ (SDA)

Поскольку экзотермические реакции при переваривании пищи более мощные, чем эндотермические, оно всегда сопровождается выделением тепла *SDA*, что приводит к повышению теплопродукции зяблика. В зависимости от содержания протеинов в диете тепло *SDA* составляет от 15 (при питании насекомыми) до нескольких процентов (при питании семенами) от *ME*. При низких температурах среды *SDA* может использоваться для согревания пищи и терморегуляции, а при высоких (выше T_{lc}) — это тепло избыточно и должно рассеиваться. Переход от использования теплоты *SDA* к ее рассеиванию происходит у зяблика при температурах среды от 10 до 20° Суммируя затраты энергии на питание, согревание пищи и теплопродукцию *SDA* (5% *ME*), получаем, что при 0° они равны 1.5 ккал/сут, при 20° — 0.6 и при 30°—1.3 ккал/сут. Теплота *SDA* при T_A 0° обеспечивает согревание половины, а при 20° и выше — всей съеденной пищи.

2.3.5. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА АКТИВНОСТЬ

Зяблик в условиях клетки расходует на *BMR*, терморегуляцию и питание при T_A 0° 7.2 ккал/сут (84% *EMR*), при 20° — 8.3 ккал/сут (64% *EMR*) и при 30° — 9 ккал/сут (82% *EMR*). Следовательно, на всю спонтанную активность в клетке (прыжки, ходьбу, перепархивания) зяблик расходует соответственно 3.3, 4.7 и 2 ккал/сут.

2.3.5.1. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА ЛОКОМОТОРНУЮ АКТИВНОСТЬ

Измерено потребление кислорода зябликами при прыжках в третбане с выбранной оптимальной скоростью движения. Расход энергии составлял 11.2 ккал/сут (в 1.45 раза выше *BMR*). Эти результаты не расходятся с данными, полученными Даргольцем (1975), который более подробно изучил энергетику движения юрка (*Fringilla montifringilla*), передвигающегося в основном прыжками, и юлы (*Lullula arborea*), передвигающейся главным образом шагом. Расход энергии у этих видов был соответственно в 1.6 и в 1.4 раза выше их *BMR*.

Трата энергии при движении зависела от температуры среды: чем она была ниже, тем больше был расход энергии. Зависимости

расходов энергии в покое и при движении от температуры среды были сходными. Чистый расход энергии на движение, полученный после вычитания из общего расхода энергии птицей при движении затрат на *BMR* и терморегуляцию, оказывается очень маленьким — 2.30 ккал/сут при прыжках и 0.77 ккал/сут при ходьбе. На активность в клетке зяблики располагают 4.7 ккал, которых хватило бы на 2 ч прыжков или на 6 ч ходьбы. За это время он может пройти от 1 до 12 км. Регистрация активности зябликов в клетке показывает, что в непродуктивные периоды года суточное расстояние, преодолеваемое этими птицами, составляет 1.5—3.0 км (Дольник, 1976а).

2.3.5.2. РАСХОД ЭНЕРГИИ В ПОЗЕ ГОТОВНОСТИ

Как показал Дарголыц (1975), измерявший потребление кислорода у птиц при разных дозированных уровнях активности, согласно уравнению зависимости расхода энергии от скорости передвижения, при скорости движения равной 0 расход энергии достоверно превышает уровень дневного *BMR* неподвижной птицы. Автор пришел к заключению, что существует еще одно состояние — поза готовности к действию, и расход энергии в этой позе выше, чем в состоянии покоя. По-видимому, в этой позе тонус мышц повышен, а перьевая система возбуждена, и перья прижаты к телу, что увеличивает теплопродукцию и теплоотдачу птицы. Расход энергии в позе готовности к действию в 1.30 раза выше уровня *BMR*.

Поскольку расход энергии непосредственно на неполетные движения невысок, в отношении многих форм активности им можно пренебрегать, и вследствие этого такие формы активности, как склевывание пищи, тревога, угрозы, чистка перьев, пение, токование, вкладывание пищи в глотки птенцам и уход за ними можно приравнять к позе готовности к действию и считать, что расход энергии при этом составляет 1.30 уровня *BMR*. Расход энергии в позе готовности к действию (M) зависит от температуры среды:

$$M \text{ (ккал/птицу} \cdot \text{сут)} = 20.4 - 0.352\ T_A.$$

2.3.5.3. РАСХОД ЭНЕРГИИ В ПОЛЕТЕ

Нами был измерен расход энергии в естественном миграционном полете у зяблика (Дольник и др., 1963, 1967; Дольник, Гаврилов, 1971б). При скорости полета 50 км/ч расход энергии на полет составляет 3.87 ккал/ч, что в 12 раз выше уровня *BMR*. Той доли энергии существования, которой располагает зяблик для локомоторной активности (4.7 ккал/сут при 20°) ему достаточно для полета в течение 73 мин на дистанцию в 61 км.

Расход энергии в полете не зависит от температуры среды, так как

теплопродукция, развиваемая зябликом в полете, достаточна для поддержания температуры тела летящего зяблика на уровне 44° (Дольник, 1969).

2.4. СОХРАНЯЮЩИЕ ЭНЕРГИЮ АКТИВНОСТИ

Расход энергии может быть понижен благодаря сохраняющим энергию формам поведения и физиологическим процессам: 1) маневрированию в пределах микроклиматических флуктуаций на территории обитания, 2) использованию солнечной радиации для понижения затрат на терморегуляцию, 3) изменению положения перьев тела и укрыванию головы под крыло, 4) использованию групповых ночевок, 5) использованию закрытых убежищ. Две последние формы поведения у зябликов отсутствуют. Экономят энергию консервация тепла при повышении температуры тела, снижение теплоотдачи при гипотермии и использование для терморегуляции побочной теплоты, образующейся при мускульной работе и переваривании пищи.

2.4.1. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Для зяблика перемещения в микроклиматические условия, отличающиеся на 1° от температуры среды, изменяют *EMR* существования на 0.535—0.333 ккал/сут.

Солнечная радиация, нагревая поверхность тела, уменьшает теплоотдачу. Эффект зависит от мощности потока радиации и отражательной способности поверхности тела птицы. Зяблик на солнце может снижать расход энергии на 40% по сравнению с расходом ее в тени. При низких температурах зяблик всегда спит с распушенными перьями. Распушив оперение, спящий зяблик снижает затраты энергии на 36.3% (Гаврилов и др., 1971; Гаврилов, 1972а).

В естественных условиях у зяблика больше возможностей использовать формы поведения, приводящие к экономии энергии, чем в клетке. Поэтому, возможно, расход энергии на терморегуляцию у диких птиц ниже установленного в экспериментах с клеточными птицами.

2.4.2. ЭКОНОМЯЩИЕ ЭНЕРГИЮ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Дневная температура тела у нелетающего зяблика 40.6° Эта птица может повышать T_B до 44°. Теплоемкость ее тела около 0.8 кал/г·°С. При массе тела 20 г повышение T_B на 3.4° позволяет консервировать энергию равную 0.054 ккал. Этого достаточно, чтобы заменить специальный расход энергии на терморегуляцию при 0° в течение 10 мин, при 5° — 13 мин, при 10° — 20 мин, при

15 — 40 мин. В полете зяблики разогреваются, и T_B у них повышается до 44° в течение нескольких минут полета. После полета, остывая, они не расходуют энергию на терморегуляцию в течение указанного времени. При большом числе кратковременных полетов время, в течение которого они в результате экономят энергию терморегуляции, может быть велико.

При измерениях T_B спящих зябликов оказалось, что они обладают неглубокой регулируемой гипотермией (вплоть до T_B=36°; нормально ночью T_B=39.4°). Снижение T_B на 3.4° экономит 0.06 ккал в течение каждого часа гипотермии, которая используется зябликами для экономии энергии.

Значение теплоты (*SDA*) описано ранее.

2.5. ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ВИДА

Поскольку расходы энергии установлены на все основные формы деятельности зябликов в клетке, можно, суммируя энергетические затраты на каждый вид деятельности, рассчитать их *EMR*. Результат интересно сравнить с прямыми измерениями *EMR* зябликов, так как это позволяет понять, что определяет энергию существования, и на основе лабораторных измерений затрат энергии проверить возможность рассчитывать ее потребление с пищей.

2.5.1. КОМПОНЕНТЫ ЭНЕРГИИ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Рассчитаем энергетический бюджет зяблика раздельно для зимы и лета в диапазоне температур среды от 0 до 30°.

З и м а. При длине светового дня 10 ч зяблик расходует на *BMR* при любой T_A 5.31 ккал/сут ночью и 4.24 ккал/сут днем (рис. 16). К сумме этих величин прибавляется энергия терморегуляции. За ночь она составляет 5.42 ккал/сут при 0° и 0 ккал/сут при T_A=20° Расход энергии на терморегуляцию днем рассчитан как разность между величинами, которые получают из уравнения зависимости расхода энергии в позе готовности к действию от T_A за 14 ч и *BMR* за то же время: 4.25 ккал/сут при 0°, 1.25 — при 20°, и 0.14 ккал/сут при 30°. Расход энергии непосредственно на локомоторную активность не зависит от T_A, а уровень активности изменяется известным образом при изменении T_A (Дольник, 1975). Расход энергии на активность составляет при 0° 1 ккал/сут, при 20° — 1.1, при 25° — 1.0, при 30° — 0.5 ккал/сут. Сумму всех этих показателей пересчитываем в большую энергию, разделив на коэффициент утилизации пищи 0.8. Исходя из полученной большой энергии, рассчитываем затраты энергии на обработку пищи (4% от большой энергии) и на согревание пищи (1.5 ккал/сут при 0°, 0.2 ккал/сут при 30°). Полученные результаты прибавляем к сумме затрат энергии и вновь вычисляем большую энергию, 5% которой равно *SDA*. Из суммы затрат энергии при 0° энергия *SDA* вычитается, так как при этой температуре

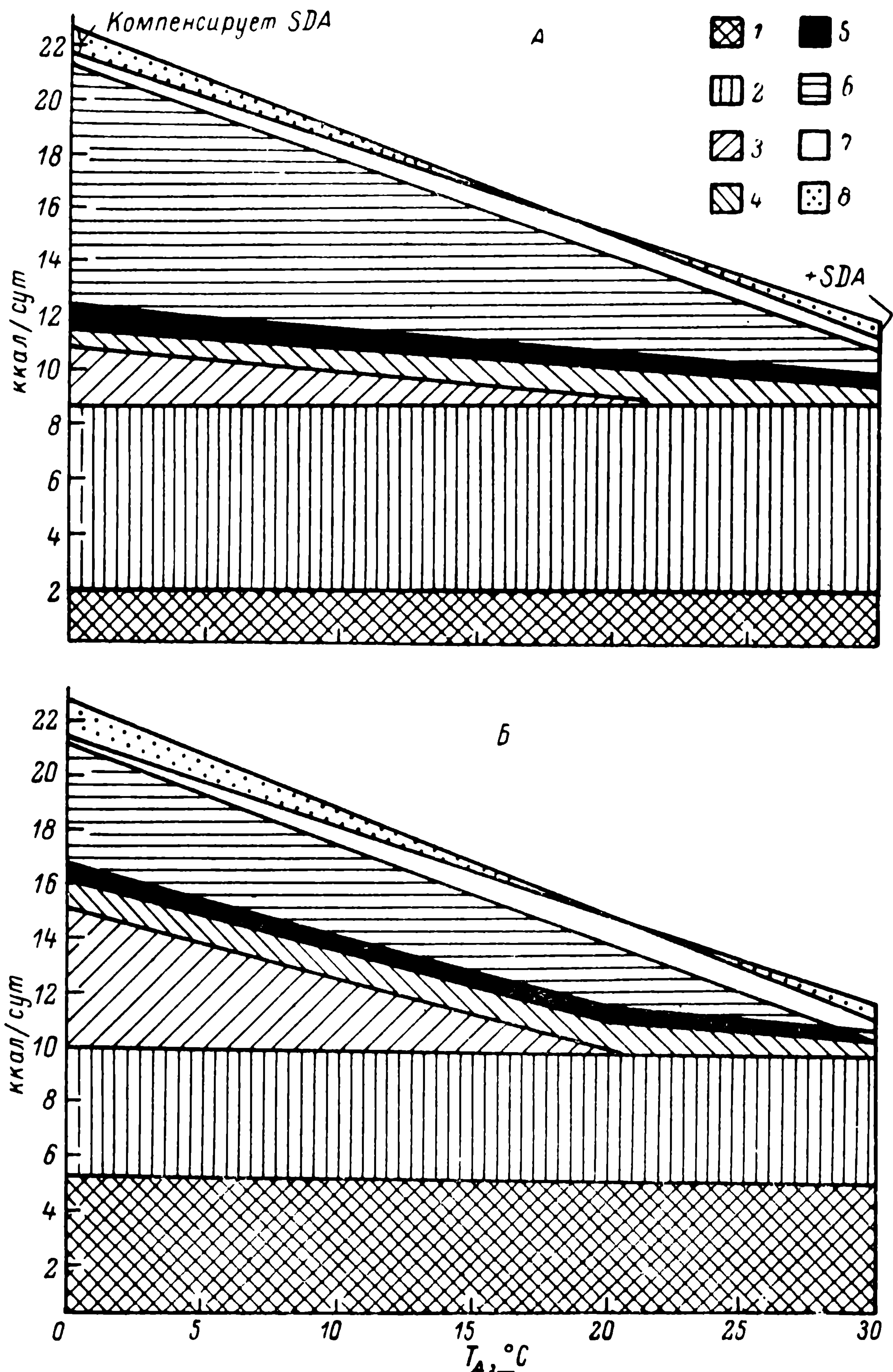


Рис. 16. Составные элементы энергии существования у зяблика и их зависимость от температуры среды.

1 — ночной базальный метаболизм; *2* — дневной базальный метаболизм; *3* — энергия терморегуляции в течение ночи; *4* — энергия активностей; *5* — энергия сбора и обработки пищи; *6* — энергия дневной терморегуляции; *7* — энергия согревания пищи и воды; *8* — энергия *SDA*. При низких температурах энергия *SDA* заменяет часть энергии согревания пищи. *А* — лето; *Б* — зима. *По оси ординат* — поток энергии, ккал/сут.

Composition of existence energy in chaffinch under various ambient temperatures during summer (*A*) and winter (*Б*).

1 — *BMR* during night-time; *2* — *BMR* during day-time; *3* — energy of thermoregulation during night; *4* — energy cost of activities; *5* — energy cost of food intake; *6* — energy of thermoregulation during daytime; *7* — heat of food and water up-warming; *8* — energy of *SDA*. Under low ambient temperatures energy *SDA* compensate part of heat requirements. *Ordinate* — energy flow, kcal/day.

она используется птицами на согревание пищи или терморегуляцию. При 30° энергия *SDA* прибавляется к суммарным потерям тепла, поскольку птицы ее не используют. Между 30 и 0° долю прибавляемой энергии *SDA* равномерно снижаем. Таким образом, мы получили все затраты энергии зябликом на жизнь в клетке зимой. Эти затраты, по расчетам, составили 21.3 ккал/сут при 0° и 11.7 ккал/сут при 30° (рис. 16). Между этими двумя T_A затраты снижаются линейно. Согласно измерениям, *EMR* у клеточных птиц зимой равна 21.1 ккал/сут при 0° и 11.4 ккал/сут при 30°.

Лето. При длине светового дня 18 ч произведенные таким же образом расчеты показывают линейное сокращение расхода энергии у клеточных зябликов от 21.8 ккал/сут при 0° до 11.6 ккал/сут при 30° (рис. 16). Измерения *EMR* летом дают значения от 21.7 ккал/сут при 0° до 10.6 ккал/сут при 30°.

Таким образом, и для зимы, и для лета во всем интересующем нас диапазоне T_A получено почти полное совпадение величины *EMR*, рассчитанной путем суммирования затрат энергии на элементарные процессы и активности, с одной стороны, и *EMR*, измеренной непосредственно по потреблению пищи, с другой. Это свидетельствует о том, что представленная на рис. 16 схема элементов, из которых складывается *EMR*, может служить основой для понимания ее структуры. Это позволяет, используя данные о затратах времени и энергии дикими птицами на разные элементарные активности, рассчитывать *EMR* свободноживущих птиц.

2.5.2. ВЗАИМОСВЯЗЬ ОСНОВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА

На рис. 17 представлена схема изменений основных энергетических показателей зяблика в зависимости от температуры среды (энергетическая модель вида), как это следует из наших знаний. Измеряя *SMR* при $T_A < T_{lc}$, мы получаем минимальную теплоотдачу зяблика при данной T_A. Эта теплоотдача при $T_A < T_{lc}$ линейно зависит от T_A и должна быть равна 0 при T_A, равной T_B зяблика в период измерений. T_B неизменна во всем диапазоне температур среды от минимальных до $T_A = T_{lc}$. Максимальное количество энергии, которое в течение длительного времени может рассеивать зяблик (максимальная теплоотдача), было установлено на основании полученных в опытах предельных значений *ME* при разных T_A у зябликов, подвергнутых метаболическим нагрузкам (см. рис. 14). Максимальная теплоотдача тоже линейно зависит от T_A и равна 0 при T_A, равной верхней летальной температуре тела зябликов (46°). Зяблик может произвольно изменять расход энергии в диапазоне между минимальной и максимальной теплоотдачей при данной T_A.

Максимальное количество энергии, которое может потребить и усвоить зяблик из пищи, ограничено. Оно образует уровень его

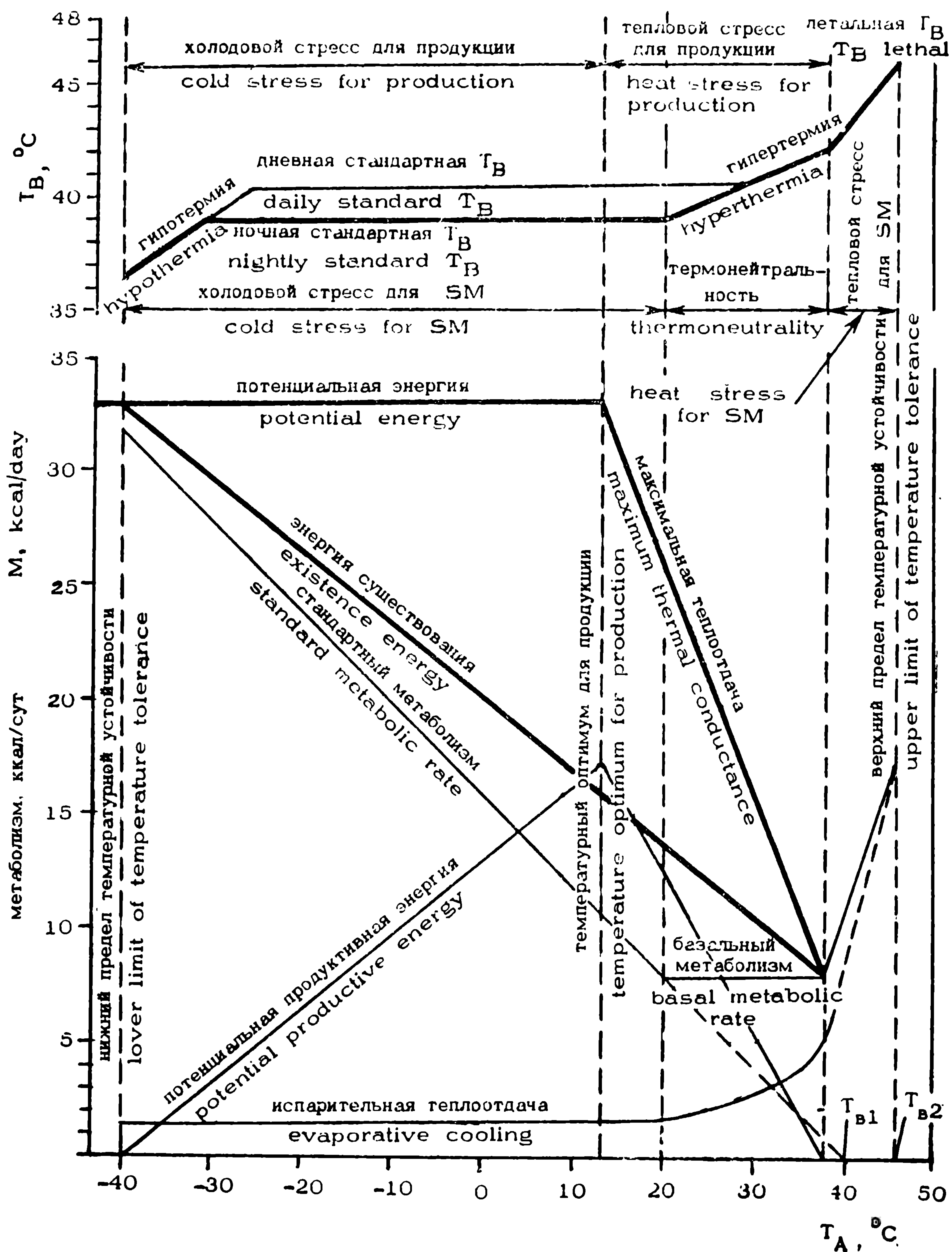


Рис. 17. Энергетическая модель вида, основанная на данных о метаболизме зяблика.

Energy model of species, the chaffinch.

потенциальной энергии. При низких температурах среды потенциальная энергия не зависит от T_A. Эта независимость сохраняется до тех пор, пока потенциальная энергия ниже максимальной теплоотдачи. При более высоких значениях T_A потенциальная энергия ограничивается максимальной теплоотдачей и падает, стремясь к нулевому значению при T_A, равной верхней летальной температуре тела зябликов (46°).

Зяблик не может понизить теплопродукцию ниже той, которая обеспечивается фундаментальными физиологическими процессами (*BMR*). Поэтому для находящегося в покое зяблика есть такая T_A, при которой минимальная теплоотдача равна уровню *BMR*. Это нижняя критическая температура (T_{lc}). При повышении T_A выше T_{lc} теплопродукция зяблика остается постоянной на уровне *BMR*, а теплопроводность изменяется от минимальных значений до максимальных за счет изменения положения перьев, повышения температуры тела до 41.9°, увеличения испарительной теплоотдачи. Верхней критической температурой (T_{uc}) можно считать такую T_A, при которой *BMR* равен максимальной теплоотдаче. Кратковременно зяблик может увеличить теплоотдачу сверх максимальной, включив систему принудительного испарительного охлаждения (тепловая одышка) и повышая T_B. Расход энергии при этом возрастает. Такой прием зяблик использует при температурах среды выше T_{uc} (в диапазоне T_A от T_{uc} до верхней летальной температуры тела 46°).

Энергия существования при $T_A = T_{uc}$ ограничена максимальной теплоотдачей при этой температуре среды и равна *BMR*. При более низких значениях T_A *EMR* линейно возрастает, пока не достигнет уровня потенциальной энергии. Температура среды, при которой *EMR* равна потенциальной энергии, указывает на нижний предел температурной устойчивости.

У зяблика при значениях T_A на 3.4° ниже нижнего предела температурной устойчивости *SMR* равен *EMR*, а при более низких T_A превышает ее. Зяблик сокращает ночной расход энергии при этих T_A, понижая T_B от стандартной (39.4°) до нижней температуры обратимой гипотермии (36°).

Разность между потенциальной энергией и *EMR* образует потенциальную продуктивную энергию. У зяблика она равна 0 при нижнем пределе температурной устойчивости и при T_{uc}. От этих двух крайних температур она линейно возрастает к средним T_A, образуя максимум при температуре 13° Эта температура среды оптимальная для вида в том отношении, что максимальная потенциальная энергия не ограничена тепловым стрессом, и разность между необходимым для поддержания жизни расходом энергии (*EMR*) и потенциальной энергией максимальна.

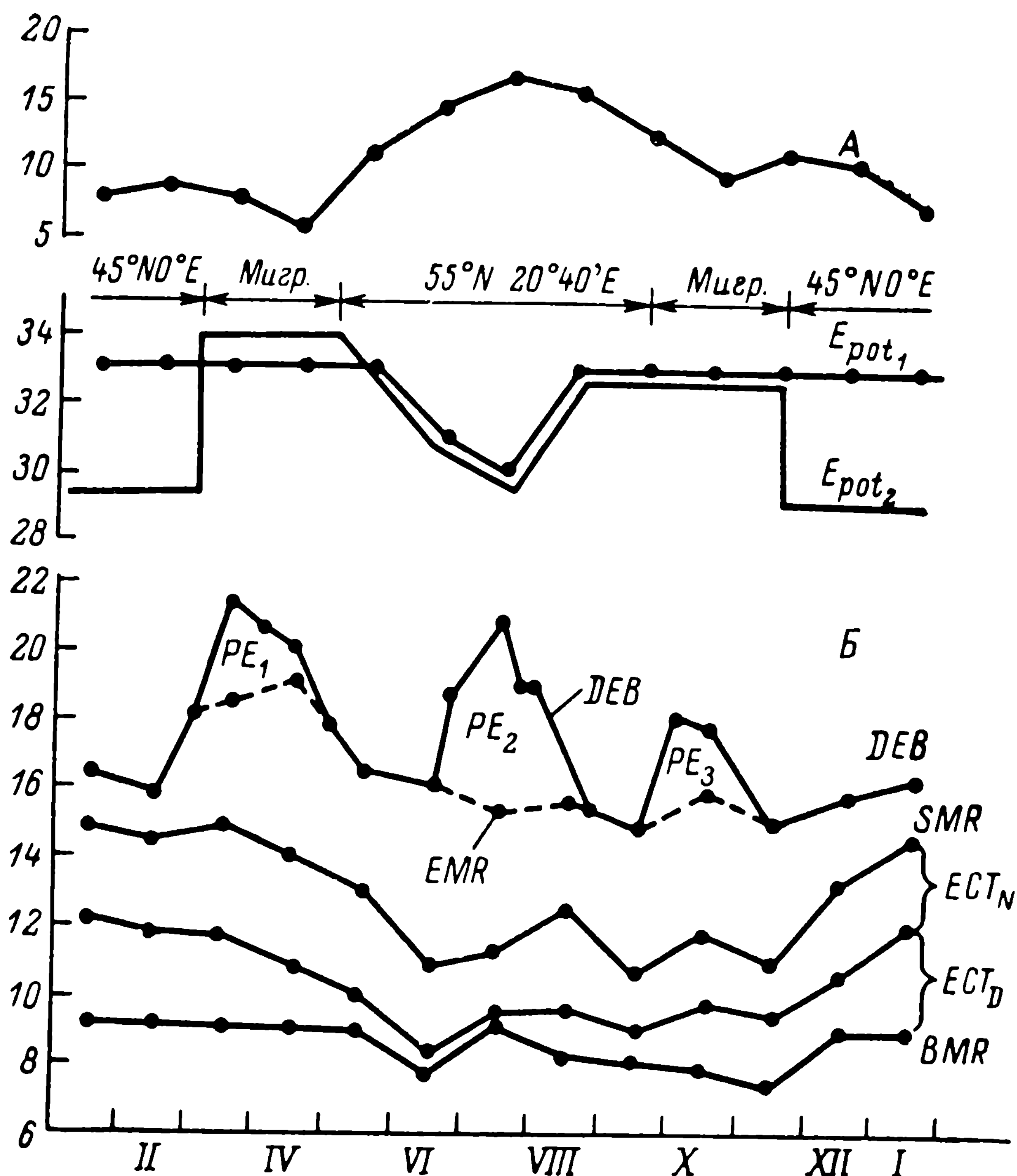


Рис. 18. Сезонные изменения метаболизма (*Б*) зяблика при естественных температурах среды (*А*) и фотопериодах (с учетом миграций), рассчитанные по лабораторным измерениям.

E_{pot_1} — потенциальная энергия при оптимальной диете; E_{pot_2} — потенциальная энергия с учетом калорийности основной сезонной пищи; *DEB* — ежедневный энергетический бюджет не участвующей в размножении птицы; *EMR* — энергия существования; *SMR* — стандартный метаболизм; ECT_N — затраты энергии на терморегуляцию ночью; ECT_D — затраты энергии на терморегуляцию днем; *BMR* — базальный метаболизм. Продуктивная энергия весенней миграции (PE_1), линьки (PE_2) и осенней миграции (PE_3) показаны как разность между *DEB* и *EMR*. *По оси ординат*: *А* — температура среды, °С; *Б* — поток энергии, ккал/сут.

Seasonal variations of energy metabolism (*Б*) in chaffinch under natural ambient temperatures (*A*) and photoperiods.

Calculated according data of laboratory measurements. T_A — ambient temperature; E_{pot_1} — maximum potential energy; E_{pot_2} — potential energy with respect to seasonal variation of primary food; *DEB* — daily energy budget of a non-breed bird; *EMR* existence energy; *SMR* — standard metabolic rate; ECT_N — energy cost of thermoregulation during nighttime; ECT_D — energy cost of thermoregulation during day-time and *BMR* — basal metabolic rate. Productive energy of vernal migration (PE_1), moult (PE_2) and autumnal migration (PE_3) are shown as the differences between *DEB* and *EMR*. *Ordinate* — energy flow through bird, kcal/day (*Б*) and ambient temperature, °C (*A*).

2.6. ЭНЕРГИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ В УСЛОВИЯХ КЛЕТКИ И В ПРИРОДЕ

Для экологических расчетов чрезвычайно важно знать, насколько расход и потребление энергии птицами в клетке отличается от таковых в природных условиях. Очевидно, что потенциальная энергия в природе не может быть выше, чем в клетке, где пища имеется в избытке. Энергия существования в природе могла бы быть выше, чем в клетке, но в таком случае максимальная продуктивная энергия в природе должна быть соответственно ниже.

На основании хронометража количества времени, которое зяблик расходует на разные формы активности в природе, и зная расход энергии на эти активности, можно рассчитать энергетический бюджет зяблика в естественных условиях, как это сделано в гл. 12. По этим расчетам летом *EMR* зяблика в природных условиях (при условной $T_A=30°$) равен 11.23 ± 0.45 ккал/сут, полностью совпадая с *EMR* птиц в клетках (11.6 ккал/сут). Совпадение значений *EMR* в природе и в клетке показывает, что *EMR* при данной T_A предопределена физиологически. В природе вся эта энергия расходуется на действия, необходимые для поддержания индивидуального существования. В клетке, где на поддержание существования достаточно меньшего количества энергии, остаток *EMR* расходуется путем спонтанной локомоторной активности (Дольник, 1975).

2.7. ГОДОВОЙ ЦИКЛ ОСНОВНЫХ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗЯБЛИКА

Исходя из годового цикла температуры воздуха и длины светового дня на Куршской косе, а также на трассе миграций и местах зимовок зябликов, с одной стороны, и зависимости показателей метаболизма от температуры среды, длины фотопериода и сезона — с другой, мы рассчитали энергетические потребности зяблика в течение года (базальный метаболизм, ночные затраты на терморегуляцию, дневные затраты на терморегуляцию, стандартный метаболизм, энергию существования, продуктивную энергию миграционного беспокойства и линьки, потенциальную энергию и потенциальную продуктивную энергию, рис. 18). В среднем за год *EMR* зябликов составляет около 16.5 ккал/сут, т. е. в два раза ниже потенциальной энергии. *EMR* выше всего не зимой, а во время весенней миграции.

Метаболизированная энергия может достигать 21 ккал/сут (во время весенней миграции и линьки), но и в это время она составляет лишь 2/3 потенциальной энергии. Таким образом, зяблик в любой сезон может увеличить *EMR* в 2 раза, а продуктивную энергию почти в 3 раза. Такой большой запас потенциальной энергии — интересное свойство зяблика.

В пределах всего гнездового ареала зяблика не существует среднемесячных температурных условий, которые бы сокращали его потенциальную продуктивную энергию настолько, чтобы это препятствовало его существованию, миграциям и линьке.

ВЫВОДЫ

1. Потенциальная энергия у зяблика составляет 33 ккал/сут при температурах среды (T_A) от —27 до 13°; она сокращается при более высоких T_A на 1 ккал/сут·°С.

2. Энергия существования зяблика (ккал/сут) равна 21.0 — — 0.333 T_A летом и 20.5 — 0.535 T_A зимой.

3. Потенциальная продуктивная энергия возрастает от нуля при T_A= —26° до 15 ккал/сут при T_A=13° и снова снижается до нуля при T_A=35°

4. Базальный метаболизм в строгом смысле термина равен 7.73 ккал/сут, *BMR* варьирует сезонно от 7.68 до 9.94 ккал/сут. Днем *BMR* равен 9.44 ккал/сут.

5. Стандартный метаболизм при T_A=0° варьирует от 15.30 (после окончания линьки) до 21.12 ккал/сут (во время линьки); *SMR* изменяется на 0.453 ккал/°С·сут в зависимости от T_A.

6. В позе готовности к действию расход энергии равен 1.30 *BMR*, при прыжках 1.60 и в полете 12.0 *BMR*.

7. Температура тела равна 36° при гипотермии, 39.4° ночью в обычном состоянии, 40.6° днем, 42.5° при T_A, равной верхней границе термонейтральной зоны (36°), 44° в полете. Летальный уровень 46°.

Глава 3

ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ И ПРОДУКЦИЯ ВЗРОСЛЫХ ЗЯБЛИКОВ

PRODUCTIVE ENERGY AND PRODUCTION IN THE ADULT CHAFFINCHES

ABSTRACT

1. Energy cost of the nest-building activity is 0.72 kcal/day and 11.6 kcal per nest.

2. Energy cost of egg-formation is 3.34 kcal per egg (2.21 g), and energy of the egg is 2.34 kcal.

3. The average energy cost of incubation is 2.6 kcal/day, as calculated by Kendeigh's (1963) method. Heat flow from the female (kcal/day) can be estimated as $(1.72-0.05\ T_A)\cdot n$, where T_A is ambient temperature and n is the clutch size.

4. Productive energy of nestlings feeding was calculated by time-energy budget method. It is (kcal/day) 0.05·(number of nestlings)·(nestling body mass).

5. For deposition of 1 kcal of energy in the body 1.54 kcal of metabolized energy is required. The average migratory fat deposition is 4.14 kcal/day, and the chaffinch uses 0.0744 kcal per 1 km of migration. Net energy expenditure per migration is 164.6 kcal.

6. Total energy cost of moult is 240 kcal in adult chaffinch and 147 kcal in juveniles. Productive energy of moult at peak is 5.0 kcal/day, and average energy cost is 1.75 kcal/day.

7. Total period of productive energy expenditure (migrations, breeding and moult) lasts in Kurische Nehrung chaffinch population for 211 days. Average productive energy is 2.75 kcal/day, 1/3 of *BMR*.

Усвоенная организмом из пищи энергия расходуется на поддержание индивидуального существования особи (энергия существования) и на создание или обеспечение биологической продукции. Затраты энергии на последнее называются продуктивной энергией (Kendeigh et al., 1977). К продуктивным процессам относятся синтезы яиц, нового оперения при линьке, органических веществ для увеличения биомассы тела (рост и отложение жировых резервов для миграции), а также затраты энергии на сопровождающие

производство продукции формы активности (миграции, территориальное поведение, брачное поведение, строительство гнезда, насиживание, выкармливание птенцов, вождение выводка). Та часть продуктивной энергии, которая заключена в конечных органических продуктах, — привесе тела, новом оперении, яйцах — образует собственно продукцию. Остальная, часто бóльшая по величине, часть продуктивной энергии рассеивается в форме тепла, образующегося при дыхании.

В результате серии работ, выполненных на зябликах по энергетике миграционного отложения жира (Дольник и др., 1967, 1974; Дольник, Блюменталь, 1967), миграционному полету (Дольник и др., 1963, 1967; Дольник, Гаврилов, 1971б), линьке (Гаврилов, Дольник, 1974), энергетике изменений массы тела (Дольник, Гаврилов, 1971а) и энергетическому балансу в гнездовой период (Дольник Т. В., 1972), этот вид оказался на сегодня единственным в мировой фауне, о продуктивной энергии которого существует почти полная информация. В настоящей главе, проведя необходимые дополнительные измерения, мы даем характеристику продуктивной энергии этого вида во всех сезонных состояниях. Все данные по возможности выражены в форме, позволяющей применять их для других популяций того же вида, и во многих случаях — для других видов.

3.1. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ГНЕЗДОСТРОЕНИЯ

Гнездо выполняет все или хотя бы часть следующих функций: 1) удержание кладки на субстрате, 2) упаковка кладки под самкой, 3) маскировка, 4) сохранение влажности воздуха вокруг яиц и 5) уменьшение расхода энергии на инкубацию. В отношении последней функции возможно оценить ее энергетическую стоимость и сравнить с затратами энергии на постройку гнезда.

На Куршской косе самки зябликов строят гнезда массой от 28.7 до 7.7 г, что частично определяется вариацией формы мутовки, на которой крепится гнездо. Но в среднем масса гнезда убывает в течение весны и лета (рис. 19) обратно пропорционально возрастанию среднесуточных температур воздуха.

Наблюдением за строительством 38 гнезд было определено время, затраченное на их постройку (от 2 до 8, в среднем 5.1 сут). Оно зависело от массы гнезда (рис. 20). В среднем самка строит 3.25 г гнезда в сутки. Хронометраж постройки гнезда самками (см. гл. 10) дал следующее соотношение разных форм гнездостроительной активности (%):

Сбор материала на земле .	31.6
Сбор материала на деревьях	32.3
Перепархивания	0.7
Транспорт материала по воздуху	4.3
Укладка материала в гнездо клювом и грудью	15.5
Формовка гнезда крыльями и корпусом	15.6

Суммарно гнездостроительная активность занимает 7 ч в сутки. Сопоставим активность этих специфических действий с другими сходными активностями, расход энергии на которые нам известен (см. гл. 2 и 12). Укладка материала — это низкая активность, и расход энергии на нее можно приравнять к затратам

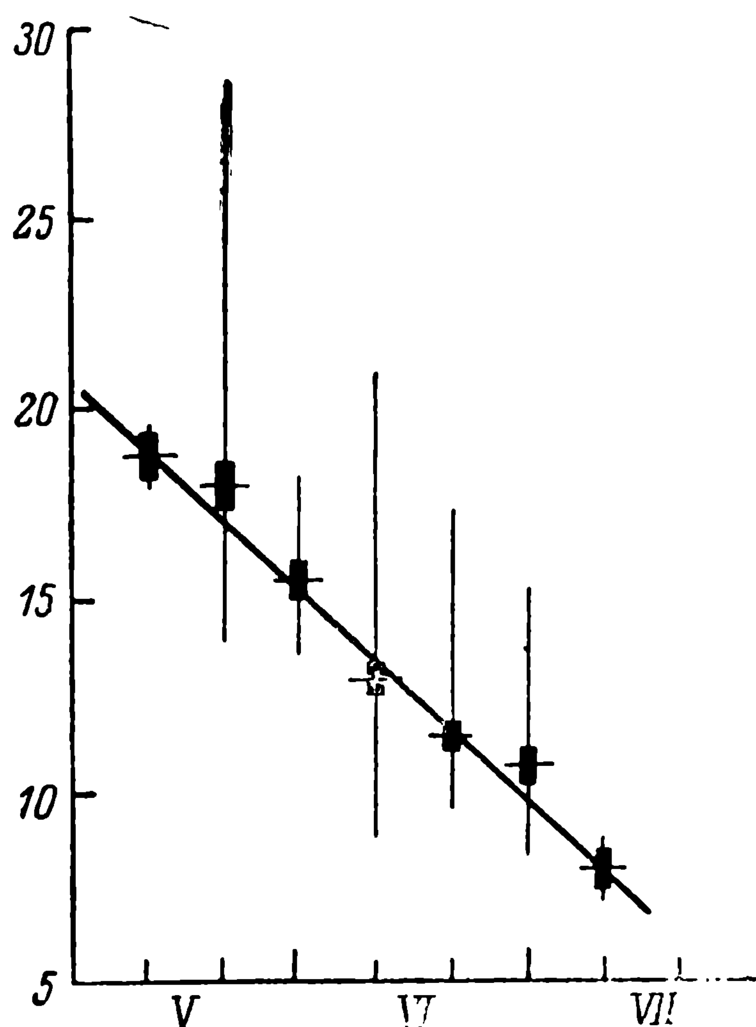


Рис. 19. Изменение сухой массы (средние за декаду ±ошибка и диапазон эмпирических вариаций) 33 гнезд зябликов на Куршской косе в течение гнездового периода.

По оси ординат — сухая масса гнезда, г.

Variation of dry mass (*M*±*S. E.* and empirical ranges) of 33 chaffinch nests at Kurische Nehrung during breeding season.

Ordinate — dry mass of nest, g.

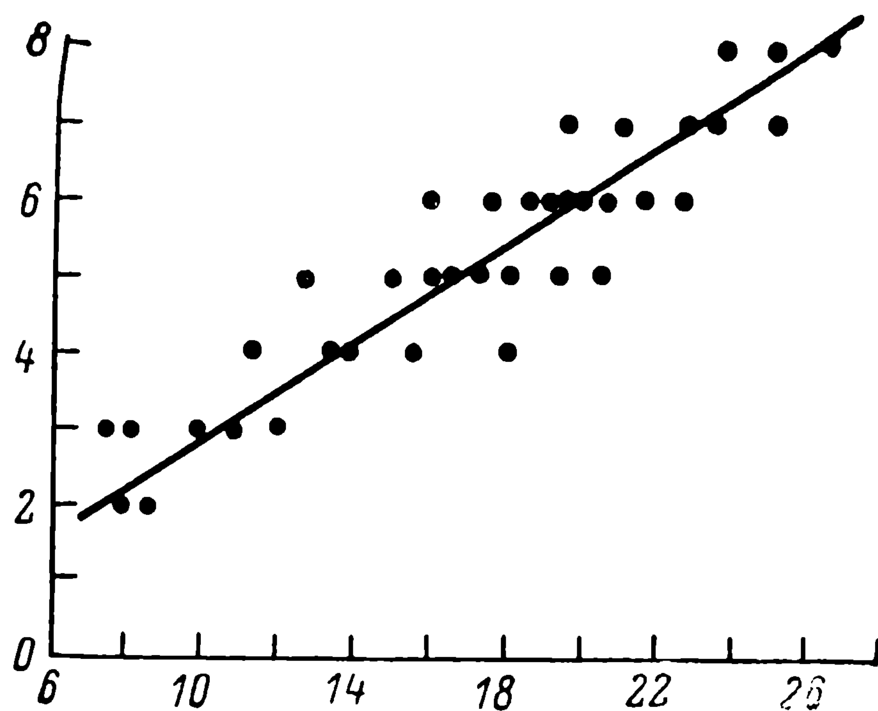


Рис. 20. Продолжительность постройки гнезда самкой зяблика (сут; *по оси ординат*) в зависимости от его массы (г; *по оси абсцисс*).

Duration of nest-building by female chaffinch (days; *ordinate*) in relation to mass of the nest (g; *abscissa*).

энергии на другие малоподвижные формы активности, т. е. считать его на уровне 1.3 *BMR*. Сбор материала на земле и деревьях и формовка гнезда сходны с такими действиями, как ходьба, прыжки, и затраты на них можно считать равными 1.6 *BMR*. Во время полета зяблик расходует энергию, равную 12.0 *BMR*,[1] а при перепархивании — 6.0 *BMR*. Умножая эти коэффициенты на время, затрачиваемое на соответствующий тип активности, и сложив их, получаем:

$$1.6\ BMR \times 0.316 + 1.6\ BMR \times 0.323 + 6.0\ BMR \times 0.007 + 12.0\ BMR \times 0.043 + 1.3\ BMR \times 0.155 + 1.3\ BMR \times 0.156 = 2.03\ BMR.$$

[1] Здесь и далее *BMR* — расход энергии при базальном метаболизме, равный у зябликов 0.333 ккал/ч.

Таким образом, расход энергии при гнездостроительной деятельности у самки зяблика в 2 раза выше, чем при базальном метаболизме. Чистое время, затрачиваемое самками на гнездостроительную активность, равно 7 ч в сутки. Полный расход энергии за 7 ч на уровне 2 *BMR* составляет 0.333 ккал/ч×2.0×7 ч= =4.66 ккал. Чистый же расход энергии на гнездостроение (т. е. за исключением расхода энергии в это время на уровне 1 *BMR*) составляет 2.33 ккал/сут, и при этом построенная самкой часть гнезда имеет массу 3.25 г. Отсюда расход энергии на постройку 1 г гнезда составляет 0.72 ккал, а для всего гнезда он может быть рассчитан, если известна масса гнезда.

В начале гнездового периода, строя гнезда массой 25 г, зяблики расходуют на гнездо 18 ккал продуктивной энергии, а в конце, строя гнезда массой 8 г, — 5.76 ккал, т. е. в июле по сравнению с маем они экономят на гнездостроении 12.24 ккал. Как будет показано далее, теплоотдача гнезда массой 25 г в мае (T_A=12°) и массой 8 г в июле (T_A=17°) одинакова и равна 5.2 ккал/сут. Если бы самки в мае строили гнезда массой 8 г, теплоотдача в них была бы 6.6 ккал/сут. В течение 12 сут инкубации они израсходовали бы дополнительно (6.6—5.2)×12=16.8 ккал продуктивной энергии. Самки избегают этих затрат, строя в мае более массивные гнезда и расходуя на это 12.24 ккал.

3.2. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ СИНТЕЗА ЯИЦ

Средняя масса свежего яйца зяблика — 2.21 г. Химический анализ выявил следующий состав свежих яиц (*N*=17):

вода — 79.6%, жиры — 5.0%, протеины и углеводы 14.5%, зола 0.9%.

Соответственно свежее яйцо заключает 2.34 ккал энергии, а его калорийность равна 1.06 ккал/г.[2]

Самка зяблика откладывает 1 яйцо ежедневно. Неизвестно, сколько времени продолжается интенсивный синтез яйца у этого вида, но у других воробьиных сходного размера этот период равен 4 сут (King, 1973). В этой статье Кинг предложил модель, согласно которой при наложении во времени синтезов последовательных яиц ежедневные затраты энергии на них возрастают в течение 5 сут перед откладкой первого яйца от незначительного уровня до уровня, равного содержанию энергии в 1 яйце. Максимум достигается за сутки до откладки первого яйца.

Следовательно, продукция самки зяблика в течение откладки яиц может достигать 2.34 ккал/сут. Эффективность синтеза яиц оценивается разными авторами (на разных видах и в разных усло-

---

[2] Беликов с соавторами (1975) для калорийности свежих яиц зяблика из Пермской обл. (*N*=11; масса одного яйца в среднем 2.1 г) приводят цифру 0.95 ккал/г. В среднем по всем мировым данным калорийность яиц воробьиных составляет 1.10 ккал/г, а выводковых и полувыводковых — 1.67 ккал/г (Kendeigh et al., 1977).

виях) в диапазоне от 49 до 77% со средним значением 70% (Brody, 1945; El-Wailly, 1966; King, 1973; Kendeigh et al., 1977). В таком случае полные затраты продуктивной энергии самкой зяблика на синтез яиц достигают в период их откладки уровня 2.34 0.7= =3.34 ккал/сут. Используя модель Кинга, получаем распределение продуктивной энергии в течение всего периода откладки яиц в зависимости от величины кладки (табл. 10).

Таблица 10

Подневное распределение продуктивной энергии синтеза яиц (ккал/сут) самкой зяблика в зависимости от размера кладки

Productive energy of the eggs-formation (kcal/day) in chaffinch female during pre-laying and laying periods

Число яиц в кладке	День от момента откладки первого яйца									
	−4	−3	−2	−1	0	+1	+2	+3	+4	+5
1	0	0.83	1.67	0.83	0	0	0	0	0	0
2	0	0.83	2.50	2.50	0.83	0	0	0	0	0
3	0	0.83	2.50	3.34	2.50	0.83	0	0	0	0
4	0	0.83	2.50	3.34	3.34	2.50	0.83	0	0	0
5	0	0.83	2.50	3.34	3.34	3.34	2.50	0.83	0	0
6	0	0.83	2.50	3.34	3.34	3.34	3.34	2.50	0.83	0

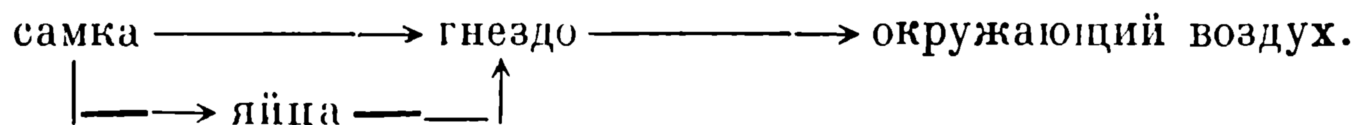
Расход энергии на синтез яиц начинает снижаться за трое суток до снесения последнего яйца, а за сутки он равен 0. Это позволяет часть продуктивной энергии направить на обеспечение развивающейся в эти дни инкубации.

Если интенсивное гнездостроение самка продолжает вплоть до откладки первого яйца, то затраты на него (2.33 ккал/сут) будут суммироваться с затратами на синтез яиц и могут достигнуть очень высокого для зяблика уровня продуктивной энергии (5.67 ккал/сут). Этого можно избегать, прекращая постройку гнезда за 2—3 сут до снесения первого яйца. Действительно, между окончанием постройки гнезда и откладкой первого яйца у зябликов обычно имеет место пауза в среднем 2.6 сут, более продолжительная в ранних кладках (для которых строится более массивное гнездо и которые сами больше) по сравнению с поздними малыми кладками в легкие гнезда (см. гл. 10).

3.3. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ИНКУБАЦИИ

Развитие эмбрионов требует притока тепловой энергии, который обеспечивает насиживающая кладку самка. Побочного тепла обычной жизнедеятельности, как правило, недостаточно для создания нужного теплового потока, поэтому птица, расходуя продуктивную энергию, продуцирует дополнительное тепло, которое у многих видов, в том числе и у зябликов, выделяется специ-

альным временным органом — наседным пятном, — контактирующем при насиживании с поверхностью яиц. Оценить продуктивную энергию инкубации — это значит определить дополнительный тепловой поток, который может быть представлен в виде схемы:



Установившийся тепловой поток H_1 (когда самка не покидает гнездо) можно определить, измеряя либо теплопроводность гнезда, либо разность температур между разными точками яйца. Ниже определение будет сделано обоими способами.

При насиживании с перерывами за время отсутствия самки яйца остывают, и на их разогрев после каждой отлучки требуется дополнительная энергия H_2, которая может быть установлена по скорости остывания яиц и их теплоемкости.

3.3.1. ИЗМЕРЕНИЕ ТЕПЛОПРОВОДНОСТИ ГНЕЗД

Мы измеряли теплопроводность гнезд зябликов методом прямой калориметрии (Palmgren, Palmgren, 1939). Шарообразную колбу с нагретой водой и термометром в центре нее поочередно помещали внутрь двух равных по массе гнезд. Удельную теплопроводность рассчитывали по скорости остывания воды, разности температур в колбе и окружающего гнездо воздуха и величине поверхности шара колбы, которая была подобрана равной удвоенным внутренним поверхностям гнезд.

Удельная теплопроводность гнезд колебалась от 0.0073 ккал/ /сут·°С на 1 см^2 внутренней поверхности при массе гнезда 22.65 г до 0.0094 ккал/сут·° С на 1 см^2 при массе гнезда 8.68 г. Линейная зависимость теплопроводности от массы гнезда (W, г) была:

$$\text{ккал/сут} \cdot {}^\circ\text{С на 1 см}^2 = 0.0108 - 0.000154\ W.$$

При средней массе гнезда зяблика, равной 15 г, среднем размере кладки 4.7 яиц и средней массе насиживаемого яйца 2.1 г были рассчитаны поверхность кладки (как полусферы), контактирующей со стенками гнезда (18.36 см^2), и теплоотдача кладки через стенки гнезда при насиживании (0.158 ккал/сут·° С). Исходя из зависимости температуры внутри гнезда (T_n) зяблика (см. 3.3.2) от температуры среды (T_A) (T_n,° С$=25.5+0.32\ T_A$), полученной путем термометрии гнезд зябликов при естественной инкубации, можно рассчитать величину теплоотдачи кладки под птицей (H_1):

$$H_1,\ \text{ккал/сут} = 4.02 - 0.107\ T_A.$$

Отсюда, например, при $T_A=14°$, $H_1=2.52$ ккал/сут, а при $T_A=17°$—2.20 ккал/сут. Расчет теплоотдачи, проведенный иным

методом (см. ниже), дал соответственно величины 2.75 и 2.19 ккал/сут, т. е. близкое схождение этих результатов.

На основании полученных данных рассчитывается зависимость теплоотдачи полной кладки от массы гнезда:

$$H_1, \text{ ккал/сут} = 0.198 - 0.0028\ W.$$

Масса гнезд и температура среды изменяются от мая до июля. Рассчитанная по последнему уравнению теплоотдача майских гнезд ($W=25$ г, $T_A=12°$) составила 2.41 ккал/сут, а в июльских гнездах ($W=8$ г, $T_A=17°$) — 2.45 ккал/сут. Таким образом, самки зябликов, изменяя толщину стенок гнезда, полностью компенсируют влияние изменения средних температур окружающей среды на затраты энергии при инкубации.

3.3.2. ТЕРМОМЕТРИЯ ГНЕЗДА И КЛАДКИ

Второй метод расчета энергии инкубации (Kendeigh, 1963; Kendeigh et al., 1977) основан на термометрии гнезда и хронометраже поведения насиживающей птицы. Самка нагревает яйцо в зоне контакта с наседным пятном. Эта зона составляет только часть всей поверхности яйца. Со всей остальной поверхности яйца тепло передается окружающему яйца воздуху и стенкам гнезда. Потеря тепла яйцом пропорциональна его теплопроводности и разности температур яйца и воздуха внутри гнезда. Поток тепла, продуцируемого непрерывно насиживающей самкой для поддержания температуры кладки (H_1), равен:

$$H_1, \text{ ккал/сут} = nwhb\,(t_e - t_{na})\,(1 - ca)\,24,$$

где n — число яиц в кладке; w — средняя масса яйца (г); h — теплоемкость яйца (ккал/г·°C); b — скорость остывания яйца (° С/ч·°C); t_e — температура в яйце (°C); t_{na} — температура в гнезде (°C); c — доля поверхности яйца, контактирующая с наседным пятном; a — доля суток, проведенная самкой на гнезде. Если птица насиживает не непрерывно, а временами слетает с гнезда, то яйца остывают, и на их согревание расходуется дополнительная энергия (H_2), описываемая уравнением:

$$H_2, \text{ ккал/сут} = nwh\,(t_{max} - t_{min})\,N,$$

в котором появляются новые параметры: t_{max} — температура яйца перед покиданием гнезда птицей, t_{min} — температура яйца при возвращении к инкубации, N — число покиданий гнезда в сутки. Полное необходимое для инкубации тепло (H) равно сумме этих двух составляющих:

$$H = H_1 + H_2.$$

Необходимые для расчетов параметры, характеризующие инкубацию у зябликов на Куршской косе, были получены следую-

щим образом. Контактирующая с наседным пятном поверхность яйца была измерена прямым методом: сначала в гнезде зяблика кладка была заменена другими яйцами, смазанными вазелином. Самка некоторое время насиживала эти яйца, и ее наседное пятно покрылось вазелиновой смазкой. После этого в гнездо подложили 4 чистых яйца, позволили самке начать их насиживать и, до того как она начала поворачивать яйца, ее спугнули. Отпечатавшийся на яйцах след вазелина от наседного пятна был проявлен напылением графита, и площади отпечатков были измерены. Они составили в среднем 123 мм^2 на яйцо. Площадь самих яиц была вычислена тремя общепринятыми способами, исходя из массы ($S=4.558\times\times W^{0.67}$), объема ($S=4.95\ v^{0.67}$) и малого и большого промеров ($S=3.138\ (A^2B)^{0.67}$), а полученные значения усреднены. Площадь яйца составила 775 мм^2, и следовательно, поверхность контакта яйца с наседным пятном у зяблика составляет 0.159 его полной поверхности (т. е. $c=0.159$). Этот фактор равен 0.25 у *Troglodytes aedon* и 0.18 у *Parus major* и *Larus argentatus* (Kendeigh et al., 1977).

Теплоемкость яиц (h), зависящая в первую очередь от содержания в них воды, варьирует по разным измерениям от 0.00077 до 0.00080 (Ricklefs, 1974), составляя для воробьиных в среднем 0.00080 ккал/г·°С (Kendeigh et al., 1977). Скорость остывания яиц (b) была измерена для кладки из 4 яиц в гнезде после слета птицы с гнезда. Она оказалась равной в среднем 4.5°С/ч·°С (54 измерения).

Температурные условия инкубации были определены дистанционно с помощью трех термисторов, соединенных с одним электротермометром. Один термистор помещался внутрь яйца, другой — между яйцами, ближе к дну гнезда, и третий — на воздухе, ниже гнезда. Одновременно по трем каналам регистрировали данные о температуре и (визуально) поведение самки. Полученные данные (386 измерений в разное время суток, включая ночь) были ранжированы в группы, в пределах каждой из которых были вычислены средние значения.

1. Средняя температура яйца (t_e) под самкой после стабилизации нагревания достоверно не зависела от температуры воздуха вне гнезда (T_A) в диапазоне изменений последней от 2.3° (ночь) до 25°:

$$t_e,\ °\mathrm{C} = 35.9 \pm 0.2.$$

2. Средняя температура яйца непосредственно перед слетом самки с гнезда также не зависела от температуры среды:

$$t_{e\,(max)},\ °\mathrm{C} = 35.1 \pm 2.0.$$

3. Средняя температура яйца, вычисленная за все периоды пребывания самки на гнезде, тоже почти не зависела от T_A:

$$t_e,\ °\mathrm{C} = 33.6 \pm 2.5.$$

4. Температура яйца перед возвращением самки на гнездо в среднем составляет 29.2° ± 3.1; этот показатель зависел от T_A:

$$t_{e(\min)},\ ^\circ C = 23.5 + 0.33\ T_A.$$

Температуры в гнезде при тех же условиях были следующими:

1. Температура гнезда (t_n) под самкой после стабилизации нагревания в среднем равна 33.1°. Она зависела от температуры окружающего воздуха:

$$t_n,\ ^\circ C = 28.5 + 0.30\ T_A.$$

2. Средняя температура гнезда перед покиданием его самкой равна 32.3° и зависит от T_A:

$$t_n,\ ^\circ C = 27.8 + 0.30\ T_A.$$

3. Средняя температура гнезда при насиживании (t_{na}) равна 30.9° и зависит от T_A:

$$t_{na},\ ^\circ C = 25.5 + 0.32\ T_A.$$

4. Температура гнезда перед возвращением самки в среднем равна 25.3° и зависит от T_A:

$$t_n,\ ^\circ C = 17.1 + 0.51\ T_A.$$

3.3.3. ВЫЧИСЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ ИНКУБАЦИИ

Подставляя полученные значения $h = 0.0008$, $w = 2.1$, $b = 4.5$, $t_e = 33.6$, $c = 0.159$ в уравнения H_1 и H_2, получаем уравнения, характеризующие необходимую зябликам для инкубации энергию:

$$H_1,\ \text{ккал/сут} = 0{,}18\ n\ (33.6 - t_{na})\ (1 - 0.159a),$$
$$H_2,\ \text{ккал/сут} = 0.0017\ n\ (11.6 - 0.33\ T_A)\ N.$$

По этим уравнениям можно рассчитывать полный расход энергии на поддержание теплового баланса в гнезде при инкубации, если известно число яиц в кладке, число слетов с гнезда в сутки, доля суток, которую самка проводит на гнезде, и температура среды.

Для нашей популяции эти параметры были установлены путем хронометража поведения самок (15 гнезд, 428 ч регистрации, кладки в среднем из 4.7 яиц, T_A=14°); они представлены в табл. 11. По этим данным для гнезда со средним размером кладки и при средней за сезон размножения T_A рассчитаны H_1, H_2 и H в течение всего периода насиживания (табл. 12). Требуется приблизительно одинаковая энергия для поддержания температуры в гнезде (H_1) и для ее восстановления после возвращения на гнездо (H_2). Иными словами, если бы самец зяблика кормил насиживающую самку, расход энергии на инкубацию сократился бы наполовину.

Таблица 11

Активность насиживания самками зяблика на Куршской косе

Incubation activity in chaffinch females at Kurische Nehrung

Показатель	Откладка яиц	День от момента вылупления птенцов									
		−12 ÷ −10	−9 ÷ −7	−6 ÷ −4	−3 ÷ −1	0	+1	+3	+5	+7	+9
Время насиживания [1]	27.0	75.1	84.1	73.7	80.0	84.5	67.8	57.0	40.0	14.0	2.0
В том числе:											
ночью [2]		100	100	100	100	100	100	100	100	50	0
днем [3]		64.8	77.5	62.8	71.7	78.1	50	39.5	16.0	0.1	0
Число слетов с гнезда в сутки	20		34	41	40	35	73	62	25	10	0

[1] В процентах от продолжительности суток.
[2] В процентах от продолжительности ночи (7 ч).
[3] В процентах от продолжительности дня (17 ч).

Т а б л и ц а 12

Энергия инкубации и согревания птенцов самкой зяблика в гнезде (масса 15 г)[1] при числе яиц 4.7[1], числе птенцов 3.4[1], температуре среды 14°[1] по данным термометрии гнезд и хронометража поведения самок[2]

Incubation energy in chaffinch female (T_A)=14°, cluch size=4.7, nest mass=15 g)

Тепловые потоки, ккал/сут	Откладка яиц	День от момента вылупления первого птенца								
		−12 ÷ −10	−9 ÷ −7	−6 ÷ −4	−3 ÷ −1	0	+1	+3	+5	+7
Поток тепла (H_1), необходимый для поддержания температуры в гнезде	3.01[3] (1.11)	2.77	2.62	2.78	2.74	2.72	2.83	0.72[4] (2.06)	0.72[4] (0.83)	0.36[4] (0)
Энергия (H_2), необходимая для восстановления температуры в гнезде после слетов самки	1.12	1.51	1.90	2.30	2.24	1.96	4.09	3.04[5]	2.14[5]	1.20[5]
Полный поток тепла через гнездо (H_1+H_2)	2.23	4.28	4.52	5.08	4.98	4.68	6.92	5.82	3.69	1.56
Минус теплопродукция эмбрионов[6] и птенцов[7]	0	0	0.09	0.25	0.58	0.88	2.89	1.68[4] (5.65)	3.47[4] (12.65)	5.25[4] (20.95)
Поток тепла от самки	2.23	4.28	4.43	4.83	4.40	3.80	4.03	0	0	0
Минус побочная теплопродукция с 0.2 поверхности тела самки при SMR= =11.4 ккал/сут[8], умноженная на долю суток, проведенную в гнезде	0.62	1.71	1.88	1.68	1.82	1.93	1.54	1.30	0.91	0.32
Чистый расход продуктивной энергии самки на инкубацию	1.61	2.57	2.55	3.15	2.58	1.87	2.49[9]	0	0	0

[1] Все показатели — средние для популяции Куршской косы.
[2] Данные хронометража см. табл. 11.
[3] Цифра предполагает сплошное насиживание; так как в этот период оно не сплошное, то цифра умножена на действительную долю времени, когда самка находилась в гнезде (0.21); в результате получена нижняя цифра.
[4] Верхние цифры — данные получены ночью, нижние цифры — данные получены днем.
[5] Получено путем умножения удельной теплоемкости выводка (0.8 кал/г · °С) на массу выводка и разность температур поверхности птенцов при слете самки и возвращении (3°).
[6] Рассчитано для 4.7 яиц по данным потребления кислорода эмбрионами зяблика (Каменский, Болотников, 1973).
[7] Рассчитано для дневного периода по EMR птенцов, а для ночного — по BMR, оба показателя измерены нами (см. 13).
[8] Согласно измерениям, летом у зяблика расход энергии в покое $SMR = 17.5 - 0.438\ T_A$ ккал/сут.
[9] Средние затраты на инкубацию равны, следовательно, 2.60 ккал/сут.

При понижении T_A H_2 возрастает в большей степени, чем H_1, и при низких температурах оказывается главным путем потери тепла.

Полный поток тепла через гнездо (H) в течение инкубации составлял от 4.28 до 5.08 ккал/сут. Однако не все это тепло самка должна выработать, расходуя продуктивную энергию. Часть тепла обеспечивает метаболизм эмбрионов (а позднее птенцов), а часть — побочная теплопродукция обычной жизнедеятельности самки. Это дополнительное тепло, сокращающее расход продуктивной энергии, можно определить (см. табл. 12).

Теплопродукция эмбрионов зяблика в разные дни инкубации изучена (Каменский, Болотников, 1973). Она возрастает от пренебрежимо малых величин в начале развития до 0.88 ккал/сут при кладке из 4.7 яиц к концу развития эмбрионов. Теплопродукция птенцов (раздельно дневная и ночная) была рассчитана нами на основании измерения их энергии существования и базального метаболизма (см. гл. 13). К моменту вылупления теплопродукция эмбрионов компенсирует 18.8% необходимого теплового потока. Теплопродукция птенцов компенсирует в первые сутки после вылупления 41.7% теплового потока гнезда, а на третьи сутки и далее — весь тепловой поток. Самка в эти дни, видимо, согревает птенцов только временами, при нарушении теплового баланса. В эти же дни у самки начинается деградация наседного пятна (Виноградова и др., 1976).

Побочная теплопродукция самки — это тепло ее стандартного метаболизма, уходящее с той части поверхности тела, которая прикрывает лоток гнезда. Диаметр лотка гнезда зяблика 4.5 см, отсюда поверхность закрывающего его круга 15.9 см². По формуле $S=10\,W^{2/3}$, где S — площадь птицы, а W — масса, полная поверхность самки зяблика равна 74.6 см². Прикрывающая гнездо поверхность составляет, следовательно, 0.21 полной поверхности. Теплопродукция спокойно сидящего зяблика (см. гл. 2) равна:

$$\text{ккал/сут} = 17.5 - 0.438\ T_A.$$

Из этого количества тепла через гнездо проходит (в зависимости от времени пребывания) от 1.71 до 1.93 ккал/ сут (табл. 12).

3.3.4. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ИНКУБАЦИИ

После вычитания из полного теплового потока гнезда теплопродукции эмбрионов, птенцов и проходящей через гнездо побочной теплопродукции самки, мы получаем чистую продуктивную энергию инкубации (табл. 12). В нашем случае затраты энергии на инкубацию варьировали (благодаря изменению поведения птиц) от 2.55 до 3.15 ккал/сут. Диапазон вариации энергии инкубации у зябликов в разных условиях среды, вероятно, у́же, чем колебания этих условий, так как обнаружены две реакции птиц, направ-

ленные на уменьшение колебаний расходуемой энергии. Первая реакция — это описанное выше изменение теплопроводности строящихся гнезд в зависимости от ожидаемых средних температурных условий. За счет изменения теплопроводности гнезда зяблики могут компенсировать разницу в средних температурах среды в диапазоне 5°. Вторая реакция — это изменение стратегии насиживания, т. е. частоты слетов с гнезда и длительности отсутствия, за счет чего изменяется H_2. Из уравнения зависимости H_2 от температуры среды следует, что при высоких температурах среды (20° и более) расход тепла этим способом сокращается от половины общего потока тепла до нуля при $T_A=35.2°$ При понижении температуры ниже 20° и неизменном поведении птицы этот расход тепла возрастает, составляя при всех температурах около половины общего потока тепла через гнездо. При одной стандартной T_A, например 0°, птица может изменять H_2 в очень широких пределах, изменяя частоту слетов с гнезда (N): при $N=0$ $H_2=0$, при $N=10$ $H_2=0.92$ ккал/сут, при $N=50$ $H_2=4.62$ и при $N=100$ $H_2=9.24$ ккал/сут. Следовательно, при низких температурах среды или ветре самая энергетически выгодная для зяблика адаптация — сокращать число слетов с гнезда. Отсюда же видно, что, тревожа насиживающих зябликов, мы заставляем их резко увеличивать расход энергии на инкубацию.

Подставляя в уравнение зависимости H_1 разные продолжительности насиживания (т. е. варьируя a) при заданной стандартной температуре среды, например 0°, мы обнаруживаем, что H_1 не очень сильно зависит от a. При изменении a от 1.0 до 0.5 H_1 изменяется от 5.76 до 6.31 ккал/сут. Отсюда следует, что при низких температурах самке зяблика энергетически выгодно, слетая с гнезда реже, использовать для кормежки более длительные промежутки времени.

Анализ данных регистрации поведения зябликов при разных температурах среды позволил выяснить зависимость частоты слетов с гнезда (N) и доли суток, которую самка проводит на гнезде (a), от температуры среды (T_A):

$$N = 22 + 1.1\ T_A,$$
$$a = 0.85 - 0.005\ T_A.$$

Подставив эти зависимости вместо N и a в уравнение для H_1 и H_2, решив эти уравнения и суммировав их, получаем зависимость H от размера кладки n и T_A:

$$(H_1 + H_2),\ \text{ккал/сут} = (1.72 - 0.05\ T_A)\ n.$$

3.4 ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ

Прямое измерение затрат энергии взрослыми зябликами на выкармливание птенцов было выполнено на содержавшихся в клетках птицах (Дольник Т. В., 1972). Путем сравнения 1) метаболизиро-

ванных энергий взрослых птиц без птенцов, 2) взрослых птиц, выкармливавших по 9 птенцов каждая, 3) семьи из 9 птенцов и одной взрослой птицы и 4) группы из 9 птенцов, выкармливавшихся вручную, удалось определить, что в условиях клетки затраты продуктивной энергии одной птицей на выкармливание 9 птенцов в возрасте 9—11 сут (когда пищевые потребности птенцов уже максимальные) составляли 4.0 ккал/сут. Эти затраты, видимо, были близки к пределу, который может достичь такая форма активности у зяблика, так как одна птица была способна выкармливать 9 птенцов, но не более. При группе из 10 и более птенцов их прибавка в массе снижалась, что свидетельствовало о нехватке корма.

В естественных условиях часть самок (в поздних выводках даже 2/3 самок) выкармливают выводок без помощи самца. Следовательно, одна самка при нагрузке, близкой к ее пределу, может выкормить 4—5 птенцов, т. е. в 2 раза меньше, чем в клетке. Вопрос в том, каков предельный расход энергии самкой на выкармливание птенцов в естественных условиях. В клетке самка ведет себя большей частью так же, как в природе: она также собирает порцию корма, обрабатывает ее и передает птенцам, также принимает и отбрасывает капсулы с экскрементами птенцов. Но в природе самка транспортирует корм в полете, которого нет в клетке. Сбор, обработка и передача корма птенцам — активности, связанные с умеренным расходом энергии, на уровне 1.3—1.6 энергии *BMR*. Чтобы израсходовать 4 ккал продуктивной энергии на активность в 1.6 раза большую, чем *BMR*, зяблик должен находиться в состоянии такой активности 20 ч в сутки: 4.0 ккал : : 0.6×0.333 ккал/ч$=$20 ч.

В наших условиях зяблики активны не более 17 ч в сутки, следовательно, расход энергии на уровне 4 ккал — явно запредельная верхняя величина для одной птицы, но возможная для двух птиц.

Верхний предел расхода энергии на транспорт пищи в полете может быть оценен, если известны затраты энергии в полете, средняя дистанция, с которой приносится корм, и число прилетов с кормом. Плотность гнездования зябликов на Куршской косе — 218 пар/км^2 (см. гл. 9), следовательно, площадь участка составляет не более 5000 м^2. Реальные же участки меньше: от 500 до 2400, в среднем 1349 м^2 (гл. 10). Примем явно обширную площадь участка — 2500 м^2, и будем считать, что корм со всей его площади собирается равномерно. Тогда при положении гнезда в центре участка средняя дальность полета составит 20 м в одну сторону, а средний однократный транспортный путь — 40 м. По прямым наблюдениям, пара зябликов приносит корм птенцам в возрасте 7—11 сут 163 раза в сутки (Дольник Т. В., 1972). Округлим число прилетов к гнезду в сторону увеличения — 200 в сутки. Тогда транспортный путь составляет 8000 м. Скорость полета зяблика — 50 км/ч. Сделаем допущение, что при коротких полетах она ниже —

до 36 км/ч. В таком случае родители находятся в транспортном полете 0.22 ч, расход энергии на полет будет равен 0.333 ккал/ч$\times$ $\times$(12 *BMR*—1 *BMR*) 0.22=0.81 ккал. Следовательно, уровень затрат энергии при выкармливании птенцов (4 ккал+0.8 ккал) будет составлять менее 5 ккал на одну птицу в сутки.

Рассчитаем теперь обычный расход энергии на выкармливание птенцов и приведем результат к виду, удобному для расчетов в полевых условиях. В клетке, затратив 4.0 ккал продуктивной энергии, зяблик собирает, обрабатывает и передает птенцам пищу с содержанием энергии в ней 124.64 ккал (Дольник Т. В., 1972). Таким образом, на каждую переданную птенцам килокалорию расходуется 0.032 ккал продуктивной энергии родителей. Установлены пищевые потребности птенца зяблика в зависимости от его массы (см. гл. 13): ккал/сут=$0.5845W^{1.20}$. Отсюда затраты продуктивной энергии родителями (исключая полет) образуют следующую зависимость от массы птенца (W) и их числа в выводке (N):

$$\text{ккал/сут} = 0.0187\ NW^{1.20}.$$

Расход энергии на транспортный полет рассчитаем, зная изменения числа прилетов родителей к гнезду с кормом в зависимости от возраста птенцов (см. гл. 12). Число прилетов к выводку, состоящему в среднем из 3.4 птенца, возрастает от 70 в первые сутки до 157 в последние сутки, т. е. медленнее, чем пищевые потребности птенцов, так как однократная приносимая порция увеличивается от 6 до 90 мг. Затраты энергии на транспорт пищи одному птенцу, таким образом, изменяются от первых до двенадцатых суток почти линейно — от 0.06 до 0.14 ккал/сут. Зная изменение массы птенца, можно вывести зависимость затрат энергии на транспорт пищи птенцам в зависимости от массы птенца (W) и числа их в выводке (N):

$$\text{ккал/сут} = 0.04\ NW^{0.43}.$$

Объединив затраты продуктивной энергии на транспорт пищи с затратами на ее сбор и кормление, получаем зависимость расхода продуктивной энергии родителями на выкармливание выводка с близким к 1-степенным показателем. Поэтому после допустимого округления зависимость приобретает простой вид:

$$\text{ккал/сут} = 0.05\ NW.$$

Согласно данному уравнению, затраты продуктивной энергии на кормление 5 птенцов, достигших массы взрослого зяблика, составляют 5 ккал/сут. Исходя из изменения массы птенцов в гнездовой период, получаем, что на выкармливание 1 птенца в течение первых 12 сут жизни родители расходуют 6.65 ккал продуктивной энергии.

Зяблики могут изменять расход энергии на выкармливание птенцов, изменяя величину однократно приносимой порции, среднюю дистанцию от гнезда, на которой они собирают корм, и пред-

почитая корм, связанный с бо́льшими или меньшими затратами энергии на его сбор и обработку. Поэтому в естественных условиях расход продуктивной энергии может отклоняться от расчетной величины. Более строгое вычисление расхода энергии на выкармливание птенцов в каждом конкретном случае возможно, если установлен бюджет времени кормящей птицы. Такой путь расчета приведен в гл. 12.

3.5. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ И БРАЧНОЙ АКТИВНОСТИ

Прямых измерений расхода энергии на разные формы территориального и брачного поведения, таких как патрулирование территории, агрессивные контакты, демонстрации, пение, сопровождения, спаривание, не проводилось. Но это не значит, что расход энергии на них свободноживущей птицей не может быть оценен. Многие из этих форм поведения — суть локомоторные активности. Если нам известно, как возрастает расход энергии на такой ряд активностей (пребывание в спокойной позе, в позе готовности к действию, движение частями тела на месте, перемещения ногами и крыльями с разной скоростью), то мы имеем возможность путем сравнения найти уровень расхода энергии для других форм активности. Мы можем отнести их по сходству действий и сходству интенсивностей действий к одной из активностей с известным энергетическим расходом. Фактически лишь пение вызывает оправданные сомнения в отношении уровня расхода энергии на него. Однако и в этом случае ясно, что расход энергии на пение выше, чем в покое, и ниже, чем при ходьбе (хотя бы потому, что масса участвующих в пении мышц много меньше массы мышц, участвующих в ходьбе, и ее недостаточно, чтобы развить работу, необходимую для перемещения тела птицы). Несомненно также, что при пении остальные мышцы находятся в некотором тонусе, примерно равном их тонусу в позе готовности действовать. Однако расход энергии при ходьбе известен (на уровне 1.40 *BMR*), так же как известен расход энергии в позе готовности (на уровне 1.30 *BMR*) — см. гл. 2. Поэтому, если мы примем для расхода энергии во время пения уровень 1.3 *BMR*, мы можем дискутировать только о втором после запятой знаке.

Такие активности, как пение, тревога, угрозы с места, ритуальное кормление, токование на месте могут быть решительно отнесены к разряду активностей с уровнем расхода энергии 1.3 *BMR*.

Второй разряд образуют активности, включающие в себя перемещения с помощью ног — обход территории, сопровождение партнера пешком, демонстрации с перемещениями на ногах и т. п. В тех случаях, когда измеряли расход энергии при перемещениях с помощью ног, оказалось, что он находится на уровне 1.4—2.2, в среднем 1.6 *BMR*.

К третьему разряду относятся облегченные полеты — перепархивания, игровые и демонстрационные преследования, а также, по всей видимости, драки и спаривание. Расход энергии на такие действия предположительно составляет 6.0 *BMR*.

Четвертый разряд формируют дальние полеты. Сюда следует отнести сопровождения самки в полете на значительное расстояние и некоторые токовые полеты. Расход энергии в полете известен — 12 *BMR*.

Последний разряд образуют предельные полетные активности — взлеты, погони с целью настигнуть или уход от такой погони, воздушные бои. Расход энергии при таких полетах наивысший возможный — 16 *BMR*.

Оценка расхода энергии на все эти формы активности возможна лишь в том случае, если известно время, которое затрачивает птица на каждую из таких форм активностей. Это время устанавливается прямым хронометражем поведения птицы. При расчете время, затраченное на каждую активность, умножается на указанные выше коэффициенты кратности и на расход энергии в единицу времени при *BMR*. Для получения расхода продуктивной энергии из полученной величины вычитают расход энергии на уровне 1 *BMR* за то же время, так как эта энергия пошла на поддержание жизнедеятельности организма, не связанной с активностью.

В гл. 12 приведены данные о продуктивной энергии территориальной и брачной активности зябликов Куршской косы, полученные описанным способом.

3.6. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ПРИБАВКИ МАССЫ ТЕЛА

У взрослой птицы увеличение массы тела имеет две формы — ежедневное увеличение массы от утра к вечеру вследствие накопления энергетических запасов на ночь и раннее утро и увеличение массы тела от утра к утру, обеспечиваемое положительным энергетическим балансом между усвоенной из пищи энергией и расходом энергии на жизнедеятельность. Последнее увеличение массы, приводящее в некоторые сезоны к накоплению больших жировых резервов, есть один из продуктивных процессов, и расход энергии на него — это расход продуктивной энергии.

Какое количество энергии накапливается в организме при увеличении массы тела на одну единицу, можно определить, измеряя калорическое содержание птиц разной массы. Фактически это можно сделать таким образом: при взвешивании пойманных в природе птиц одновременно оценивается их видимая жирность в баллах. Далее при каркасном анализе птиц известной жирности экстрагированием жира устанавливается точное содержание в них последнего. При достаточной выборке оно будет совпадать со средним содержанием жира в теле других птиц, отнесенных к тому же баллу жирности. Зная калорийность жира, можно вы-

числить содержание резервной энергии в птицах определенного балла жирности. Прибавка же массы тела при отложении жира устанавливается по разности средних масс птиц, отнесенных к каждому баллу. Разделив прибавку энергии при переходе от балла к баллу на прибавку в массе, получают количество энергии, накапливаемое в теле птицы при увеличении его массы на 1 г.

Применив такой метод, мы установили, что в миграционный период прибавка массы на 1 г равна увеличению содержания энергии в птице на 4.81—6.63, в среднем 6.10 ккал (Дольник, Гаврилов, 1971а). В некоторых состояниях, например у размножающихся самок, колебания масс не имеют определенного калорического эквивалента, так как они в большой степени определяются динамикой синтеза и откладки яиц и изменением содержания влаги в наседном пятне. В период линьки калорический эквивалент прибавки птиц в массе низкий (3.45 ккал/г); он тем ниже, чем интенсивнее линька (Дольник, Гаврилов, 1971а; Гаврилов, Дольник, 1974).

Приведенные выше калорические эквиваленты отражают чистый запас продуктивной энергии, образующийся в организме зяблика при увеличении массы его тела на 1 г. Однако, чтобы запасти эту энергию, птица должна совершить некоторую работу по сбору дополнительной пищи, ее обработке, перевариванию, усвоению, трансформации в жиры жировых депо. На эти действия должна расходоваться энергия, которая в процессе работы переходит в тепло и рассеивается. Это тоже продуктивная энергия. Чтобы измерить полный расход продуктивной энергии на прибавку в массе на 1 г, мы измеряли энергетический баланс у зябликов при увеличении массы тела (Дольник, Гаврилов, 1971а). У содержавшихся в клетках в осенний миграционный период зябликов измеряли суточное потребление энергии из пищи и изменение масс птиц за сутки. Результаты измерений на одних и тех же особях при одинаковых внешних условиях были сгруппированы в зависимости от того, увеличивали птицы массу, снижали ее или сохраняли неизменной. Разности в усвоенной энергии между первой и третьей и второй и третьей группами делили соответственно на прибавку или снижение массы у птиц. В результате было установлено, что при прибавке массы на 1 г зяблики потребляют на 9.38 ккал больше, чем при сохранении постоянной массы. Следовательно, расход продуктивной энергии при увеличении массы на 1 г составляет 9.38 ккал; из них в теле, как было показано раньше, откладывается 6.10 ккал, а остальные 3.28 ккал рассеиваются в форме тепла при работе по сбору и переработке дополнительной пищевой энергии. Отсюда:

1 ккал резервированной энергии = 1.538 ккал затрат продуктивной энергии,

или

1 ккал усвоенной для резервирования энергии = 0.639 ккал отложенных резервов.

При использовании резервов выделяется только 6.10 ккал/г энергии. Но измеряемые калорические эквиваленты потерь массы тела могут сильно варьировать в зависимости от респирационных потерь воды при совершаемой активности. Чем больше потери воды, тем ниже калорический эквивалент потери массы тела. Если же потери воды ниже ее продукции при окислении жиров, образующаяся вода может накапливаться в организме, что будет приводить к возрастанию измеряемого калорического эквивалента (подробнее см.: Дольник, Гаврилов, 1972а; Дольник, 1975; гл. 4).

3.7. ЭНЕРГИЯ МИГРАЦИИ

Эта энергия накапливается птицей в форме жировых отложений в период гиперфагии перед началом миграции и при остановках в пути, а затем рассеивается в форме тепла при миграционном полете. Накапливаемые жировые резервы могут достигать очень больших величин. Предваряющее полет накопление жировых резервов вызвано не только необходимостью на некоторых участках трассы пересекать значительные пространства, совсем или мало пригодные для эффективной кормежки, но и превосходством темпов расхода энергии над темпами ее резервирования. Зяблик — единственный вид, расход энергии на естественный миграционный полет у которого был измерен экспериментально (Дольник, Гаврилов, 1971б). Он равен:

$$3.87 \text{ ккал/ч} = 0.0744 \text{ ккал/км} = 12.1\ BMR.$$

В течение суток беспосадочного полета зяблик должен израсходовать 93 ккал резервных энергетических веществ, т. е. 10 г жира. Скорость накопления жира при миграционной гиперфагии у зябликов изучена очень подробно как в лабораторных, так и в природных условиях (Блюменталь, Дольник, 1962; Блюменталь, 1971; Дольник и др., 1974). У содержавшихся в клетках молодых зябликов из популяции Куршской косы осенняя предмиграционная гиперфагия начинается 11 сентября. Она приводит к тому, что усвоенная из пищи энергия скачком увеличивается от 13.7 до 21 ккал/сут, т. е. на 7.3 ккал/сут. В последующие дни гиперфагии положительный энергетический баланс составляет 6 ккал/сут, постепенно затухая по мере увеличения резервов жира (Дольник и др., 1967). Масса тела в эти дни возрастает в максимальных случаях на 0.77 г/сут, а содержание энергии в теле — на 4.7 ккал/сут. Отдельные птицы увеличивают массу на 1 и даже 1.5 г/сут, что соответствует депонированию 6—9 ккал и гиперфагии в размере 9.4—14 ккал/сут. В среднем же за период интенсивной гиперфагии масса увеличивается на 0.63 г/сут с резервированием 3.84 ккал. Данные взвешиваний повторно пойманных окольцованных зябликов показывают, что в природе в отдельных случаях масса увеличивается на 1—1.5 г/сут,

обычно же на 0.33—0.66 г/сут. Следовательно, в естественных условиях зяблики могут развивать такую же гиперфагию, как в условиях клетки.

Во время миграции у повторно пойманных окольцованных птиц наблюдается такая же скорость восстановления массы тела при остановках, а в клеточных условиях находящиеся в миграционном состоянии зяблики после голода могут увеличивать массу до 1—1.5 г/сут. Очевидно, что увеличение массы тела на 1.5 г с резервированием 9 ккал и гиперфагией 14 ккал/сут — предел кратковременного увеличения массы тела у этого вида во время миграции. Средняя скорость увеличения массы, одинаковая в лабораторных и естественных условиях, равна:

0.65 г/сут = 3.97 ккал резервной продуктивной энергии = 6.1 ккал продуктивной энергии гиперфагии.

Таким образом, будучи способен израсходовать за сутки полета 10 г жира (93 ккал), зяблик может резервировать за день лишь 4 ккал, т. е. в 23 раза меньше. Отсюда — необходимость запасать энергию в течение нескольких дней, чтобы потом обеспечить несколько часов миграции.

На основании анализа находок в зимний период зябликов, окольцованных на Куршской косе, было установлено (Паевский, 1971), что среднее расстояние до зимовок составляет 1654 км, а средняя скорость перемещения на зимовки — 66.5 км/ч. Скорость полета зяблика 52 км/ч. Следовательно, он должен лететь в среднем за сутки 1.28 ч, расходуя в среднем 4.95 ккал/сут. Это выше, чем средний уровень накопления резервов, обеспечиваемый гиперфагией. Такой темп миграции возможен только в том случае, если началу миграции предшествует предмиграционное накопление жировых резервов для первого миграционного броска. При средней скорости миграции 66.5 км/сут путь до зимовок (1654 км) зяблики проходят за 25 сут. В течение этого срока гиперфагия обеспечивает 100 ккал энергии для полета. Всего же на полет на расстояние 1654 км требуется 123 ккал, т. е. на 23 ккал больше, чем обеспечивает гиперфагия во время миграции. Эти 23 ккал (=2.47 г жира) должны быть накоплены в предмиграционный период. Средняя жирность зябликов, достигших балла «много» (уровня, которым завершается предмиграционное отложение жира), равна 2.5 г, т. е. точно соответствует необходимой. Предмиграционный период в условиях клетки продолжается 15 сут, завершаясь к 1 октября.

Итак, продуктивная энергия, расходуемая зябликами на миграцию, равна 0.0744 ккал/км пути. Полная продуктивная энергия, т. е. энергия гиперфагии, равна 0.114 ккал/км. Эта энергия расходуется большими порциями при миграционных полетах. Резервируется же она в течение всей миграции и предмиграционного периода со скоростью 4 ккал/сут, что равно энергии гиперфагии в 6 ккал/сут. Для популяции зябликов

Куршской косы полный расход энергии на миграцию составляет $0.114 \times 1654 = 188.6$ ккал. Пока птицы в течение 31.8 ч находятся в полете, они не тратят энергию на терморегуляцию (эти затраты составили бы при 15° 10.6 ккал); расход энергии на уровне 1-суточного *BMR* (13.4 ккал) не имеет отношения к полету, а служит для поддержания жизнедеятельности. За вычетом этих величин расход энергии на миграцию равен 164.6 ккал.

3.8. ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ ЛИНЬКИ

Общая масса оперения зябликов, сменяющегося в ходе постювенильной линьки, составляет 0.8 г, а при послебрачной линьке — 1.4 г (Гаврилов, Дольник, 1974). При калорийности перьев 5 ккал/г чистая продукция новой биомассы перьев составляет соответственно всего лишь 4 и 7 ккал. Однако оказалось, что расход продуктивной энергии на линьку во много раз больше ее продукции.

Энергетику линьки зябликов изучали на содержавшихся в клетках птицах путем измерения усвоенной ими с пищей метаболизированной и расходуемой при дыхании (катаболизированной) энергий. Обнаружено, что во время линьки потребление энергии пищи значительно возрастает (сравнимо с ее увеличением во время предмиграционной гиперфагии), но вся дополнительно полученная энергия не резервируется, а немедленно расходуется при усиленном дыхании. Изменение расхода энергии в течение линьки точно повторяет изменение интенсивности регенерации оперения (см. гл. 6); оно возрастает, если с помощью воздействий фотопериодом, температурой среды или введением гормонов мы увеличивали интенсивность регенерации оперения, и наоборот, снижается, если мы путем противоположных влияний тормозили регенерацию оперения. Очевидно, что повышение расхода энергии в период линьки связано с самим процессом синтеза оперения, который происходит с исключительно низкой эффективностью. Анализируя расходы энергии на линьку у птиц, содержавшихся на разных диетах, мы пришли к выводу, что при одной и той же диете на 1 г синтезируемого пера приходится постоянный расход энергии, а при разных диетах он может значительно варьировать. Анализируя аминокислотный состав диет и оперения, мы обнаружили, что затраты энергии на линьку обратно пропорциональны содержанию в пище двух серосодержащих аминокислот — цистина и цистеина, идущих на построение нового пера. В среднем в пере на 1 г протеинов содержится указанных аминокислот в 5 раз больше, чем в протеинах семян растений, и в 2.5 раза больше, чем в протеинах пищи животного происхождения. Во время линьки зяблик, таким образом, работает подобно обогатительной фабрике: он потребляет много пищи, усваивая из нее цистин и цистеин, а все остальные компоненты пищи окисляются, превращаясь в тепловую энергию.

Поэтому во время линьки, несмотря на нарушение теплозащитных свойств покровов, зяблик не имеет недостатка в тепловой энергии для поддержания теплового баланса тела. Вычитая из потребляемой в период линьки энергии энергию существования и дополнительные потери тепла па поддержание температуры тела при нарушенных теплозащитных качествах оперения, мы получаем затраты чистой продуктивной энергии на линьку при питании сбалансированной растительно-животной диетой. Эти затраты составляют на всю постювенильную линьку 86.7 ккал, на всю послебрачную линьку — 140 ккал. В среднем ежедневный расход продуктивной энергии во время послебрачной линьки равен 1.75 ккал/сут с максимумом в 5 ккал/сут, приходящимся на III—IV стадии линьки маховых перьев. При постювенильной линьке средний расход продуктивной энергии равен 1 ккал/сут с максимумом 3.5 ккал/сут. У молодых зябликов из поздних выводков, которые линяют быстрее, чем особи из ранних выводков, максимум соответственно больше и может достигать 5 ккал/сут.

Расход энергии на линьку зяблика (как и любой другой птицы) может быть рассчитан, если известны (Kendeigh et al., 1977): *Wpl* — масса сменяемого оперения, *Apl* — содержание цистина и цистеина в оперении, *Apr* — содержание цистина и цистеина в протеинах пищи, *GEI* — калорийность пищи, *MEC* — коэффициент утилизации пищи, *PR* — содержание протеинов в пище. Тогда энергия линьки будет равна:

$$(\text{ккал}) = (Wpl \times Apl) \times \frac{GEI \times MEC}{Apr \times PR}.$$

Если калорийность растительной пищи 4 ккал/г, ее усвояемость 0.8, содержание протеинов в ней 0.15 (см. гл. 1), а отношение содержания цистина и цистеина в пере и протеинах пищи 5 1, то при питании во время линьки растительной пищей

$$\text{энергия линьки (ккал)} = 107\ Wpl.$$

Если калорийность животной пищи 5.7 ккал/г, ее усвояемость 0.8, содержание протеинов 0.20, а отношение содержания цистина и цистеина в пере и протеинах пищи 2.5 1, то при питании во время линьки животной пищей

$$\text{энергия линьки (ккал)} = 57\ Wpl.$$

По двум последним формулам или комбинации их пропорционально соотношению растительной и животной пищи, можно рассчитать энергию линьки, если известна масса сменяемого оперения.

Очевидно, что питаться во время линьки животной пищей энергетически в 2 раза выгоднее, чем растительной. Но урожай животной пищи на единицу поверхности в 10 и более раз ниже, чем растительной. Кроме того, питание животной пищей требует большей активности, а смена оперения ее затрудняет. На Куршской косе с ее недостатком семян сорняков и отсутствием посевов

культурных растений, с одной стороны, и обилием хирономид и пауков — с другой, зяблики во время линьки почти полностью насекомоядны, но в других местах они используют в пищу во время линьки смешанные корма или даже растительные (см. гл. 1).

3.9. ОБСУЖДЕНИЕ

Суммируем сведения о продуктивной энергии зябликов, полученные в разные сезоны (данные по энергии размножения приведены для случая удачного завершения цикла с первой попытки; табл. 13).

Таблица 13

Продуктивная энергия самки зяблика в разные сезоны года [1]
Productive energy in chaffinch female

Продуктивный процесс	Расход энергии на весь процесс, ккал	Максимальная энергия на пике, ккал/сут	Продолжительность процесса, сут	Средний суточный расход энергии, ккал/сут
Весенняя миграция	164.6	7.3	40	4.14
Постройка гнезда[2] (масса 15 г)	11.6	2.33	5	2.33
Синтез 4.6 яиц[2]	15.4	3.34	7	2.20
Инкубация и согревание птенцов[2]	39.0	3.15	12+3	2.60
Выкармливание 4 птенцов	26.6	4.0	12	2.21
Вождение выводка[3]	13.3	4.0	12	1.10
Послебрачная линька	140.0	5.0	80	1.75
Осенняя миграция	164.6	7.3	40	4.14

[1] Длительность всех процессов, масса и количество птенцов и яиц — средние для популяции Куршской косы, но принята модель, в которой самка осуществляет все процессы удачно с первого раза (в среднем в популяции самка делает две попытки).
[2] В гнездовой период не учтены затраты энергии на территориальное и брачное поведение; предполагается, что их компенсирует участие самца в выкармливании птенцов.
[3] Принято, что в первый день самка собирает и передает птенцам всю необходимую им пищу; в последующие дни молодые часть пищи находят сами, и к 13-му дню после вылета самка их не кормит.

Продуктивный период охватывает при удачном цикле 211 сут, за это время самка зяблика расходует 575 ккал продуктивной энергии, синтезировав 4.7 яйца и сбросив 1.4 г перьев. Калорийность ее продукции — 17.7 ккал. Отношение продуктивной энергии к продукции равно 0.031. Средний расход продуктивной энергии — 2.72 ккал/сут=0.324 *BMR*. Расходы энергии на основные продуктивные процессы — миграцию (164.6 ккал), размножение (105.9 ккал) и линьку (140 ккал) сопоставимы по величине. Средняя ежедневная продуктивная энергия наиболее высокая при самом простом продуктивном процессе — отложении резервного жира. Кратковременно она может достигать такого же уровня при родительском поведении и двух сложных синтетических процессах — формировании яиц и линьке.

Глава 4

МАССА И СОСТАВ ТЕЛА ЗЯБЛИКОВ КУРШСКОЙ КОСЫ

BODY MASS AND COMPOSITION IN CHAFFINCHES OF THE KURISCHE NEHRUNG

ABSTRACT

1. Variations of the body mass, its components, caloricity and regulation were studied in chaffinches from Kurische Nehrung population.

2. The mean body mass of adult males is 22.5 ±0.3 g, females— 20.7 ±0.3 g and both sexes — 21.62 ±0.27 g. The mass of juveniles is significantly less, than of adult birds.

3. The body mass varies from the lowest value in the morning to the highest in the evening with mean difference of 1.5 g. Diurnal rhythm of body mass depends on the rhythm of feeding activity and diurnal rhythm of lipid reserves and varies during the year.

4. Annual cycle of body mass in captive chaffinches has four peaks: during the vernal migration (from 15 March to 15 May), during the moult (from 20 June to 10 September), during the autumnal migration (15 September to 20 November) and in winter (10 December to 28 February).

5. Seasonal variations of body mass in lean birds are caused by fluctuations of water and protein components of the body. The lean body mass is greatest during reproduction and moult.

6. Annual cycle of body fat in chaffinches has three peaks: during winter, as well vernal and fall migratory periods. The greatest amount of body fat accumulates in the migratory periods (6—7 g).

7. Capture caused the body mass decreases during the first 1 or 2 days.

8. The body mass in chaffinches has an endogenous control. The controlled level of body mass varies seasonaly. In non-migratory period true body mass is the object of control. During migratory periods the body mass in flight is the primary object of control. An additional artificial load changes the true body mass during these periods in experimental birds.

9. The body mass in chaffinches of local population through sedentary period on Kurische Nehrung has two peaks in females (during reproduction and moult) and one peak in males (during moult). The local chaffinches arrive to the Kurische Nehrung with reduced lipid reserves and depart in the moulting state, with low lipid reserves.

10. Caloric value of chaffinches biomass varies from the lowest value 27.4 kcal/bird during moult to the highest value 54.1 kcal/bird during migration. The last quantity of energy is sufficient for uninterrupted flight about 500—700 km.

4.1. МАССА ОСОБИ

4.1.1. ДИАПАЗОН ИЗМЕНЕНИЙ МАССЫ ТЕЛА, ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Средняя масса тела зябликов Куршской косы — 21.62±0.27 г. Самая высокая зарегистрированная индивидуальная масса тела была 29.8 г, а самая низкая — 16.4 г (Блюменталь, 1967). Вероятно,

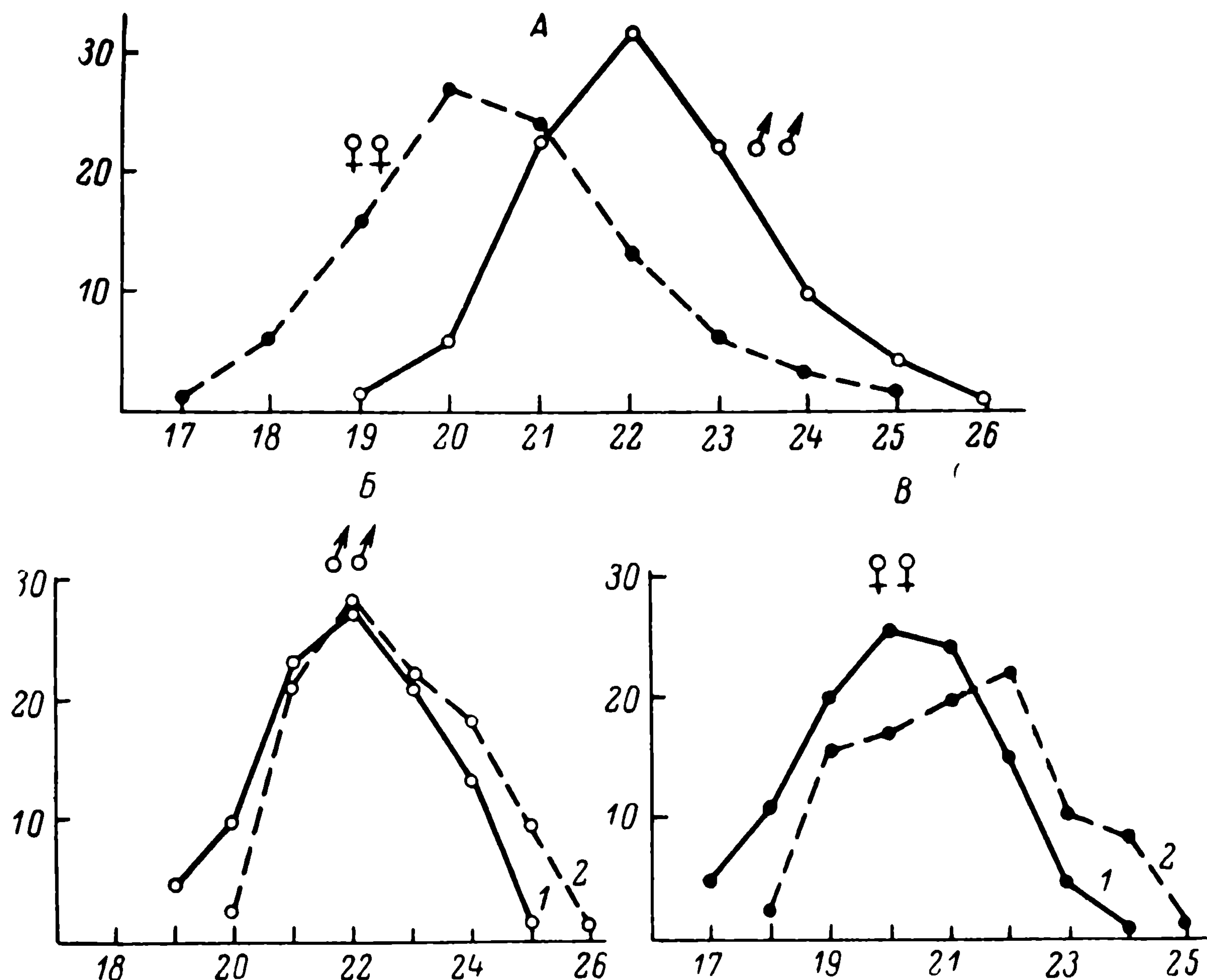


Рис. 21. Процентное распределение массы тела взрослых самцов и самок зябликов Куршской косы.

А — распределение масс всех птиц; *Б* — распределение масс тела самцов в утренние (*1*) и вечерние (*2*) часы; *В* — распределение масс самок в утренние (*1*) и вечерние (*2*) часы.

Percent distribution of body mass of the adult chaffinches males and females of Kurische Nehrung population.

A — distribution of mass of all birds; *Б* — distribution of mass of males: *1* — in the morning, *2* — in the evening; *B* — distribution of mass of females: *1* — in the morning, *2* — in the evening.

13 г — предельная возможная разница между самыми тяжелыми и самыми легкими зябликами.

У зябликов хорошо выражены половые различия в массе тела: взрослые самцы (n=344) весят 22.54±0.26 г, самки (n=212) — 20.71±0.28 г (рис. 21). Масса тела птиц без видимых жировых

резервов, окольцованных на Куршской косе, составляла для самцов (n=8020) 21.0 г, для самок (n=10880) — 19.1 г (Дольник, Блюменталь, 1967). Масса тела диких зябликов зависит от времени суток: вечером (от 2 до 4 ч до захода солнца) она выше, чем утром (от 2 до 4 ч после восхода солнца). В соответствии с этим масса тела самцов равна 23.1±0.3 г (n=140) и 22.1±0.3 г (n=134), самок — 21.4±0.2 г (n=75) и 20.0±0.3 г (n=102).

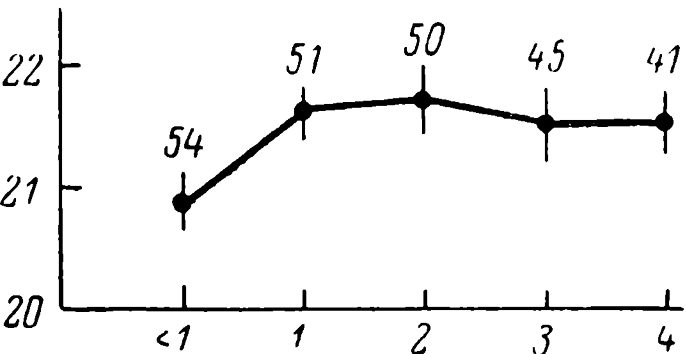


Рис. 22. Возрастные изменения массы тела зябликов.

Каждая точка — среднее значение взвешиваний; *вертикальные линии* — ошибки средней; *цифры* — количество птиц. *По оси абсцисс* — возраст, годы; *по оси ординат* — масса тела, г.

The age changes of body mass in chaffinches.

Each point and *vertical line*: Mean ± ± *S. E. Figure above point* — number of birds. *Abscisse* — age, years; *ordinate* — mass of body, g.

4.1.2. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА ЗЯБЛИКОВ

Анализ масс тела повторно пойманных окольцованных на Куршской косе зябликов разного возраста показывает, что медленное увеличение массы тела продолжается на протяжении первого года жизни птиц (рис. 22). Масса тела первогодков до отлета на зимовки и после возвращения ниже, чем масса взрослых (табл. 14); она становится стабильной после первого размножения (табл. 15).

Таблица 14

Возрастные изменения массы тела одних и тех же окольцованных зябликов из популяции Куршской косы

Age changes of body mass of ringed chaffinches of Kurische Nehrung population in the same birds (*M*±*S. E.*)

Пол	n	Возраст	Масса тела, г	p
Самцы	22	Молодые Взрослые	21.15±0.31 22.44±0.29	⩽0.05
Самки	21	Молодые Взрослые	19.92±0.28 21.10±0.35	⩽0.05

4.1.3. СУТОЧНЫЕ ЦИКЛЫ МАССЫ ТЕЛА ЗЯБЛИКОВ

Масса тела зябликов в течение суток отражает суммарное действие многих процессов жизнедеятельности. Основные факторы колебания массы тела — потребление пищи и воды, их утилизация и потери и накопление жировых резервов (Блюменталь, Дольник, 1962; Дольник, Гаврилов, 1971а).

Суточные изменения массы тела у зябликов в немиграционные периоды похожи на суточные циклы многих других птиц. В утрен-

Таблица 15

Масса тела одних и тех же взрослых окольцованных зябликов, отловленных ловушками в одну и ту же дату и близкие часы суток через год

Body weights in the same adult ringed chaffinches, recaptured in the same date and nearly the same time of day over year

Номер кольца	Первый отлов			Второй отлов		
	дата	часы суток	масса, г	дата	часы суток	масса, г
527833	29.5.1973	18	21.4	29.5.1974	13	22.1
556436	19.5.1972	12	19.5	19.5.1974	10	20.1
556730	9.5.1972	12	21.5	10.5.1973	10	21.6
638938	14.5.1973	17	24.9	13.5.1974	16	25.0
640379	10.5.1972	17	22.6	10.5.1975	16	22.2
642703	17.5.1972	14	21.3	16.5.1973	16	21.4
645258	30.5.1973	21	23.8	2.6.1974	17	23.7
700891	19.5.1973	8	20.1	18.5.1974	9	20.4
760522	16.5.1974	15	21.1	15.5.1976	18	21.2
763507	12.6.1975	6	20.8	8.6.1976	7	20.2
Среднее			21.70 ± 0.53			21.79 ± 0.49

ние часы после пробуждения масса тела самая низкая. В процессе утренней кормежки она быстро увеличивается, а затем продолжает медленно возрастать весь день, достигая максимального значения за несколько часов до наступления ночи. Ночью масса тела уменьшается в течение 1.5—3 ч быстро, а затем — с постоянной, более низкой скоростью (Блюменталь, Дольник, 1962; Kontogiannis, 1967; Morton, 1967; Kendeigh et al., 1969).

Возрастание массы в течение дня определяется как увеличением количества пищи в пищеварительном тракте, так и постепенным накоплением в теле питательных веществ. В среднем за день зяблики накапливают 1.5 г питательных веществ.

Кормовая активность зябликов, как и многих других видов птиц, обычно продолжается всю светлую часть суток и имеет два максимума — утром и вечером (Baldwin, Kendeigh, 1938; Дольник, 1966а, 1974а; Morton, 1967). Процесс питания прерывист (см. 1.5), поэтому у зяблика в течение суток можно наблюдать несколько пиков и снижений массы тела.

В миграционные периоды двухфазный ритм кормовой активности может значительно изменяться. При этом у зяблика редуцируется утренний пик кормовой активности (Дольник, Блюменталь, 1964; Дольник, 1966а, 1974а). Изменение ритма питания влияет на суточный цикл массы тела. Расход энергетических веществ на локомоторную активность у зяблика не велик (Блюменталь, Дольник, 1962) и обычно не влияет на изменение массы

тела. Однако в миграционный период снижение кормовой активности у этого вида в утренние часы в сочетании с большими (0.83 г/ч) потерями массы в полете (Дольник, Гаврилов, 1971б) вызывают значительное уменьшение массы тела в утренние часы. Соответственно при интенсивной кормежке во второй половине

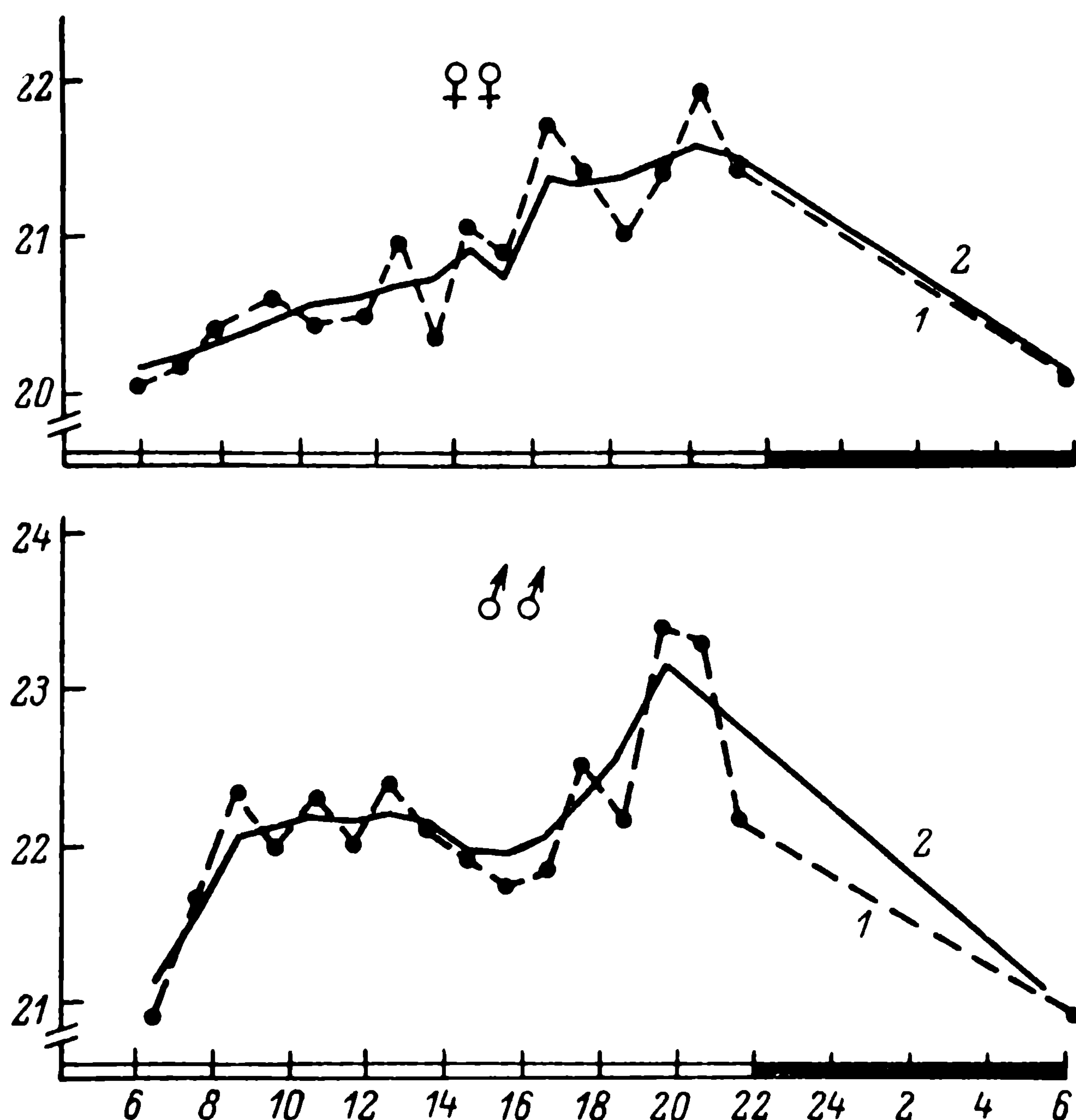


Рис. 23. Суточный цикл (летний) массы тела зябликов из популяции Куршской косы.

1 — кривая, полученная на основе взвешиваний птиц в природе (*каждая точка* — среднее из 20—30 взвешиваний); 2 — кривая, выровненная способом взвешенной скользящей средней (по: Плохинский, 1961). *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — масса тела, г.

Diurnal rhythm of the body mass in chaffinches from the population of Kurische Nehrung during summer.

1 — body mass of the wild birds. *Each point*: mean value on 20—30 weighings. *Abscisse* — time of day; *ordinate* — body mass, g.

дня вечерний пик возрастает (Дольник, 1966а, 1967а; Блюменталь, 1967).

Влияние суточных ритмов отложения и расходования жира на массу тела зябликов наименьшее во время линьки и наибольшее в миграционный период (Дольник, Блюменталь, 1967; Дольник, 1971б).

Масса тела зябликов, пойманных летом в природе в течение дня, постепенно увеличивается, достигая максимума в послед-

ний час дня (рис. 23). Самки кормятся относительно равномерно в течение дня, постепенно наращивая массу. В отличие от них самцы мало кормятся с 9 до 16 ч, компенсируя это активной кор-

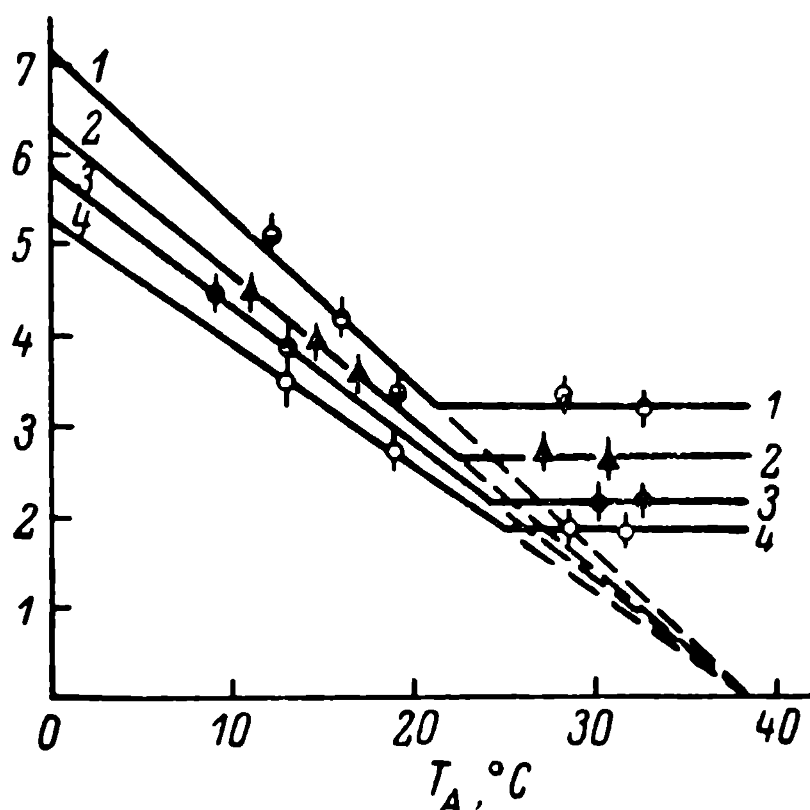


Рис. 24. Зависимость калорического эквивалента ночных потерь массы тела от температуры среды во время осенней миграции (*1*), зимой (*2*), летом (*3*), во время линьки (*4*).

По *ординат* — калорический эквивалент, ккал/г.

Variations of the nightly body mass loss caloric equivalent by the ambient temperature.

1 — autumnal migration; *2* — winter; *3* — summer; *4* — moult. *Ordinate* — caloric equivalent, kcal/g.

межкой рано утром и в конце дня. Возможно, что эти различия связаны с разными суточными ритмами других форм активности у самцов и самок зябликов летом (см 10.2

Утренняя масса тела зяблика определяется в зависимости от того, сколько накопленной за день энергии будет израсходовано ночью. Последняя величина изменяется в зависимости от фазы годового физиологического цикла и температуры среды. Было показано (Дольник, Гаврилов, 1971а), что потери массы за 1 ч ночи составляют у зябликов в период осенней миграции 0.103±0.011 г/ч, зимой — 0.114±0.018, в период размножения — 0.122± ±0.018, в период линьки — 0.167±0.013 г/ч. Хотя эти величины не одинаковы, потери массы тела в течение всей ночи близки, так как летом, когда ночь короткая, потери массы за 1 ч максимальны, а зимой и осенью, когда ночь длинная, — минимальны. Ночные потери равной массы не обязательно сопровождаются потерями равного количества энергии. Дольник и Гаври-

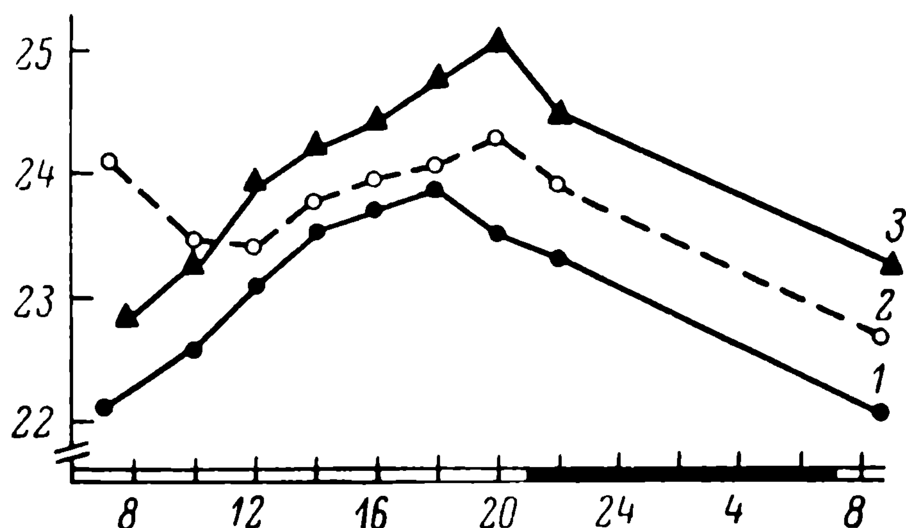


Рис. 25. Суточный цикл массы тела зябликов в лабораторных условиях.

1 — при нулевом энергетическом балансе; *2* — при отрицательном энергетическом балансе; *3* — при положительном энергетическом балансе. Обозначения как на рис. 23.

Diurnal rhythm of the body mass in caged chaffinches.

1 — zero energetic balance; *2* — negative energetic balance; *3* — positive energetic balance. Symbols as in fig. 23.

лов (1971а), изучая связь между ночными весовыми потерями и расходом энергии у зябликов, установили, что их соотношение (калорический эквивалент ночных потерь массы тела, ккал/г) зависит от сезонного состояния птиц и температуры среды. Чем выше температура среды, тем ниже калорической эквивалент, так как возрастают потери воды при дыхании (рис. 24).

В лабораторных условиях суточные ритмы массы тела птиц с разным балансом (рис. 25) показывают, что положительный энергетический баланс обеспечивается усилением вечерней кормежки, а отрицательный вызывается уменьшением кормовой акивности в начале дня.

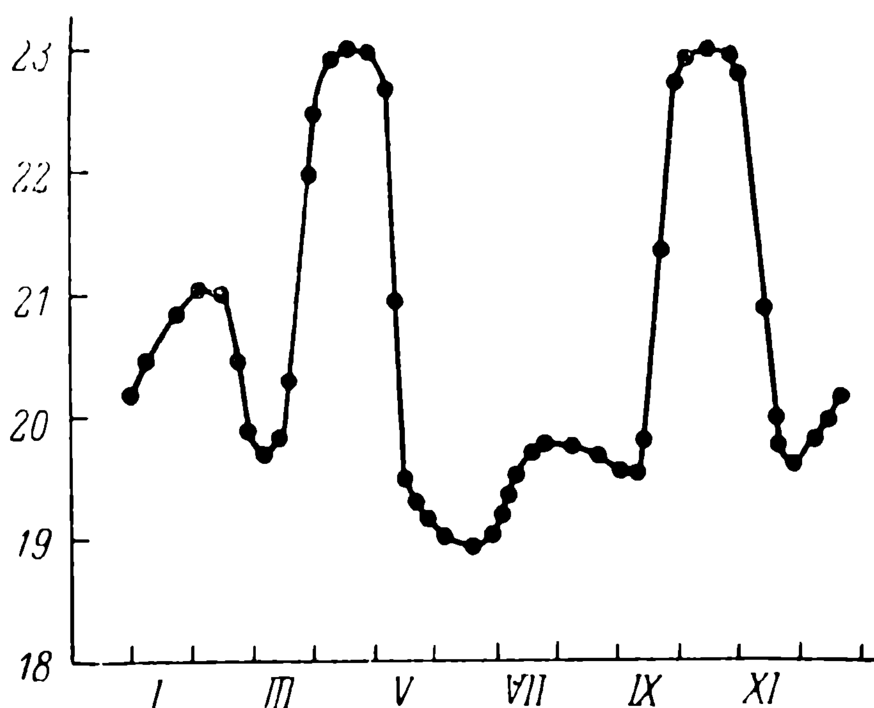


Рис. 26. Сезонные изменения утренней массы тела вольерных зябликов (самцы и самки в равном соотношении).

По оси ординат — масса тела, г. *Каждая точка* — среднее из 10—15 взвешиваний.

Seasonal changes of the morning body mass in caged chaffinches (males and females are represented in equal quantity).

Ordinate — body mass, g. *Each point*: mean value on 10—15 weighings.

4.1.4. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА ЗЯБЛИКОВ

Годовой цикл массы тела вольерных птиц имеет 4 пика и 4 спада (рис. 26). Пики наблюдаются в период осенней миграции (с 15 сентября до 20 ноября), в зимний период (с 10 декабря до 30 февраля), в период весенней миграции (с 15 марта до 15 мая), в период линьки (с 20 июня до 10 сентября), спады — между сезонными состояниями. Пики соответствуют срокам миграции и линьки у этого вида в природных условиях (см. гл. 6 и 7).

Причины сезонных колебаний массы тела зябликов — изменения содержания в теле воды, жира и сухого—нежирного компонента. Из табл. 16 видно, что основное влияние на изменение массы тела оказывает жир, затем — вода и в последнюю очередь — сухой—нежирный компонент.

4.1.4.1. НЕЖИРНАЯ МАССА ТЕЛА

Основу тела составляют нежирные компоненты: сухой—нежирный и вода. Оба эти компонента варьируют связанно и однозначно (Дольник, 1973б). Основной причиной вариации нежирной массы является вода, так как ее содержание значительно выше, чем содержание протеинового компонента (Блюменталь, 1967, 1971).

Таблица 16

Сезонные изменения состава тела и калорийности зябликов (самцы и самки в одинаковом количестве)

Seasonal variations in body components and caloric value in chaffinches

Сезонное состояние	n	Масса тела, г	Масса, г			Калорийность, ккал/г	
			воды	жира	сухого—нежирного компонента	на 1 особь	на 1 г массы
Зимнее	36	21.1	13.2	2.02	4.51	34.45	1.60
Осеннее (предмиграционное)	20	21.5	12.1	1.51	5.21	32.11	1.49
Осеннее (миграционное):							
маложирные	72	21.3	12.3	2.39	4.98	39.50	1.77
жирные	48	22.7	12.7	4.20	4.40	54.15	2.38
Линное:							
начало	12	19.0	12.6	1.00	4.50	24.95	1.30
середина	48	19.7	14.0	0.70	4.00	20.41	1.04
окончание	30	20.2	12.3	1.35	4.20	27.38	1.35

Таблица 17

Сезонные изменения массы тела тощих зябликов Куршской косы

Seasonal variations of body mass in lean chaffinches of Kurische Nehrung

Период	Средняя масса тела тощих птиц, г	
	самцы	самки
Весенняя миграция	21.1 ±0.1	19.1 ±0.1
Постройка гнезд и откладка яиц	21.5 ±0.4	20.8 ±0.2
Насиживание		20.7 ±0.1
Выкармливание птенцов	21.2±0.3	20.7 ±0.1
Кормление слетков		19.9 ±0.1
Покидание выводка		19.6 ±0.1
Неразмножающиеся особи в период размножения	21.4 ±0.2	19.4 ±0.3
Перед линькой	21.9 ±0.3	20.0±0.2
Начало линьки	22.1 ±0.3	20.2 ±0.2
Вторая половина линьки	22.8 ±0.4	20.9 ±0.2
Осенний предмиграционный	22.7 ±0.4	20.7 ±0.3
Осенняя миграция	21.0 ±0.1	19.0 ±0.1
Зимний	21.5 ±0.3	19.5 ±0.3

Величина нежирной массы зависит от длины крыла (т. е. от размеров) зябликов. Анализ масс 1762 самцов и 2769 самок показал, что зависимость между нежирной массой (у, г) и длиной крыла (x, мм) определяется следующими уравнениями регрессии: для самцов — $y=11.31+0.11x$, для самок — $y=11.21+0.09x$ (Блюменталь, Дольник, 1970). Масса тела тощих птиц изменяется в зависимости от сезонного физиологического состояния, она максимальна в периоды размножения и линьки (Блюменталь, 1971). Особенно велико возрастание ее у размножающихся самок (табл. 17). Изменение нежирной массы в период линьки четко коррелирует с изменением индекса регенерации оперения (Гаврилов, Дольник, 1974).

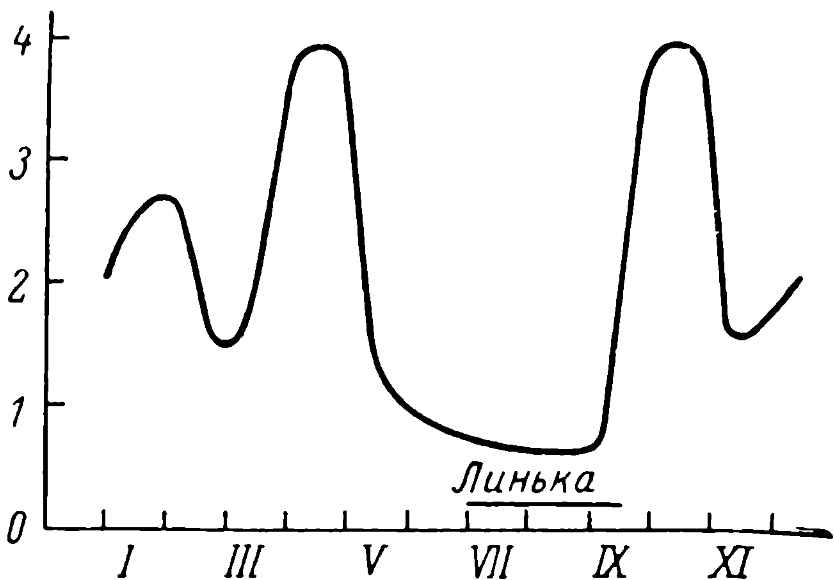


Рис. 27. Сезонные изменения массы жира тела вольерных зябликов (самцы и самки в равном соотношении).

По оси ординат — масса жира тела,

Seasonal changes of the body fat mass in caged chaffinches (males and females represented in equal quantity).

Ordinate — body fat, g.

4.1.4.2. ЖИРОВОЙ ЦИКЛ

Жировой цикл зяблика имеет 3 пика (рис. 27). Они обусловлены весенним и осенним миграционными ожирениями и зимним увеличением жирности. В период линьки жирность зябликов минимальна. Путем экстракции обнаружено (Блюменталь, Дольник, 1962), что здоровая нежирная птица без видимых подкожных резервов содержит 300—500 мг жира. В предлетальном состоянии сохраняется 100—200 мг жира. Максимальное количество жира, которое обнаружено у зябликов в период миграции, — 6—7 г. Средняя масса тела при увеличении или уменьшении жирности

Таблица 18

Среднее увеличение массы тела зябликов разного балла жирности, г

Mean ($\pm S. E.$, g) body mass in chaffinches divided in four visible fat classes

Пол	Средняя масса тела тощих птиц (0.6 г жира)	Среднее увеличение массы жирных птиц		
		маложирные (0.9 г жира)	среднежирные (1.6 г жира)	очень жирные (2.5 г жира)
Самцы	21.0 ±0.03	0.9 ±0.03	1.9 ±0.04	3.4 ±0.03
Самки .	19.1 ±0.02	0.8 ±0.04	1.5 ±0.03	2.9 ±0.03

изменяется пропорционально, но на иную величину, так как параллельно изменению величины жирности варьирует и масса нежирной части тела. Зная визуально оцененный балл жирности, можно определить как величину общей жирности птицы, так и ее среднюю массу (табл. 18).

Несмотря на большие различия тощей массы самцов и самок, они могут накапливать одинаковое количество жира при миграционном ожирении. Анализ массы тела и длины крыла нескольких тысяч зябликов обоего пола показал (Блюменталь, Дольник, 1970; Блюменталь, 1971), что отношение массы тела к длине крыла в миграционный период у самцов и самок одинаково (0.25 г/мм). Это объясняется более высокой относительной длиной крыла самок по сравнению с самцами.

4.1.4.3. ВЛИЯНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЗЯБЛИКОВ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ НА МАССУ ИХ ТЕЛА

При изучении сезонных состояний птиц широко применяются эксперименты с птицами, содержащимися в неволе. В нескольких исследованиях сравнивались циклы сезонных состояний у зябликов в природе и в клетке (Блюменталь, Дольник, 1962; Дольник, 1962). Было обнаружено, что при длительном содержании зябликов в вольере общий характер годовой цикличности у них сохраняется. Сезонные изменения массы нежирной части тела у вольерных птиц аналогичны изменениям у диких птиц. Однако в неволе масса нежирной части тела у зябликов на 3—6% ниже, чем в естественных условиях. Масса тела вольерных птиц снижается за счет уменьшения содержания воды в теле и сокращения массы полетной мускулатуры (табл. 19).

Таблица 19

Средняя масса и состав тела (г) свободноживущих и вольерных зябликов осенью после завершения линьки

Mean body mass and composition (g) in wild and captive chaffinches after termination of moult

Птицы	n	Масса тела	Масса компонентов				
			воды	протеинов		жира	углеводов
Вольерные	162	18.8 ±10.0	12.4 ±0.1	3.6 ±0.16	0.9 ±0.10	0.6 ±0.02	0.02
Дикие	142	20.5 ±0.03	13.6 ±0.2	3.7 ±0.09	1.0 ±0.07	0.7 ±0.04	0.02

Годовой цикл жирности зябликов проявляется в вольере не менее четко, чем в природе. Вольерные птицы обычно более жирны, чем свободноживущие. У местных зябликов при содержании в вольере наблюдаются различия между взрослыми и молодыми

птицами в сроках и длительности миграционного ожирения и массы тела (Шумаков и др., 1972; Соколов, 1976б). У молодых птиц осеннее состояние в вольере продолжается столько же времени, сколько в природе, а у взрослых затягивается на 10—12 сут. Весеннее миграционное увеличение массы тела и жирности у вольерных зябликов развивается быстрее, чем у природных. Завершение этих процессов и окончание миграционного состояния как у молодых, так и у взрослых птиц затягивается на две недели.

Наибольшие различия в массе тела между пленными и свободноживущими птицами наблюдаются в период размножения, так как максимальная масса семенников самцов в вольере в два и более раза ниже, чем в природе; у вольерных самок яичники, достигнув массы 50—100 мг, более не увеличиваются, наседное пятно отсутствует, гнездовое поведение не проявляется (Дольник, 1962, 1967а, 1975; Соколов, 1976б).

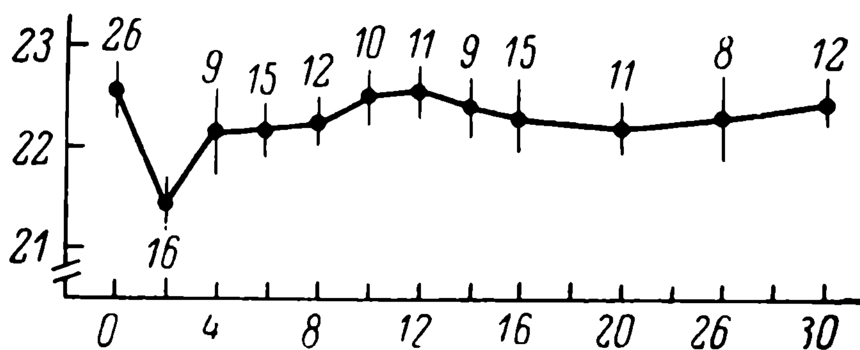


Рис. 28. Изменение массы тела зябликов (г; *по оси ординат*) в зависимости от времени между первым и последующими отловами.

По оси абсцисс — дни после первого отлова. *Каждая точка* — среднее значение; *вертикальные линии* — ошибки средней; *цифры* — количество повторных взвешиваний.

The change of the chaffinches mass in relation to time interval between the first and following recaptures.

Abscisse — days after first capture. *Each point* and *vertical line*: Mean±S. E. *Figures*: number of recaptured birds.

4.1.4.4. ВЛИЯНИЕ ХЕНДЛИНГА НА МАССУ ТЕЛА ЗЯБЛИКА

По этому вопросу существуют различные мнения. Одни авторы нашли, что масса тела птиц сохраняет нормальный суточный характер независимо от того, были ли они пойманы в этот день или в ближайшие дни (Helms, Drury, 1960; Raiss, 1976). Бóльшая же часть данных, полученных на разных видах птиц экспериментально и в природных условиях, свидетельствует о том, что сам по себе отлов влияет на массу тела таким образом, что в течение 1—3 сут после поимки птицы уменьшают массу тела, а затем восстанавливают ее (Davis, 1962; Mascher, 1966; Mueller, Berger, 1966; Meier et al., 1973; Wiseman, 1975).

На рис. 28 приведены суммарные данные по изменениям массы тела зябликов, пойманных Рыбачинскими ловушками несколько раз через неодинаковые промежутки времени. Видно, что в первые дни после отлова зяблики заметно снижают массу тела, а затем восстанавливают ее до прежнего уровня. Даже в миграционный период у маложирных и тощих зябликов, останавливающихся для восстановления жировых резервов, в первые 1—2 дня после первого отлова масса снижается (Bryson, 1951; Блюменталь, 1967),

а затем увеличивается, достигая такой величины энергетических резервов, которая достаточна для очередного миграционного броска.

4.1.5. РЕГУЛЯЦИЯ МАССЫ ТЕЛА ЗЯБЛИКОВ

Представленные материалы показывают, что масса тела зяблика может сильно варьировать. Бо́льшая часть этих вариаций носит циклический характер. Однако если сравнить массы тела птиц в одинаковых фазах годового цикла, исключив влияния возраста, пола, времени суток, то этот показатель оказывается строго определенным, закономерно изменяющимся от одного гомеостатического уровня к другому. В природных условиях эти данные получить довольно сложно, так как повторный отлов одной и той же птицы происходит случайно. Такие данные получены на зяблике (табл. 15) и городской ласточке, *Delichon urbica* (Люлеева, 1971). После нарушения массы тела из-за условий питания, погоды или при хендлинге она, спустя определенный промежуток времени, восстанавливается. Эти данные свидетельствуют о том, что зяблики обладают способностью поддерживать тот гомеостатический уровень массы тела, который «задан» данному сезонному состоянию. Все эти факты позволяют предполагать наличие у зябликов активной регуляции массы тела.

4.1.5.1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА РЕГУЛЯЦИИ МАССЫ ТЕЛА

В настоящее время существуют два способа доказательства регуляции массы тела. Первый связан с восстановлением исходной массы тела после того, как она была нарушена. Масса тела птиц

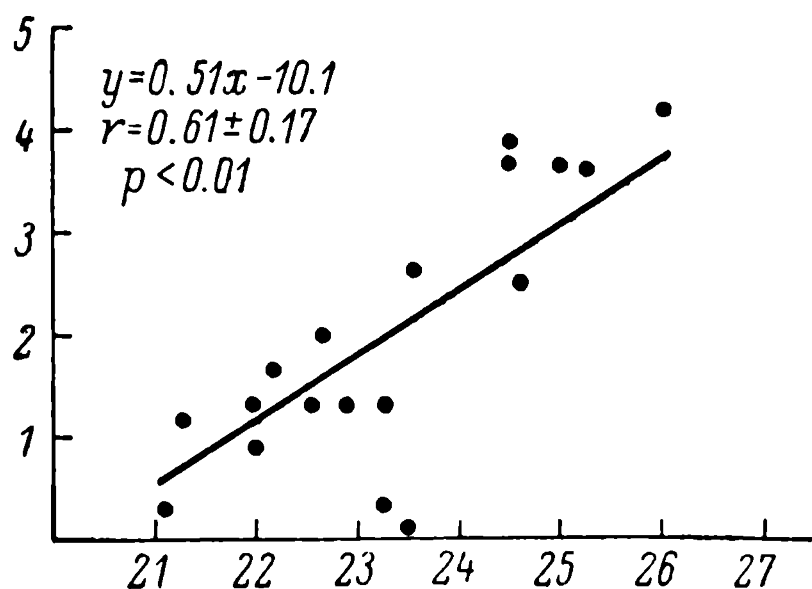


Рис. 29. Зависимость между массой тела зябликов и величиной ее уменьшения в процессе привыкания к условиям клетки.

Каждая точка — среднее из 3—5 взвешиваний; *прямая линия* — теоретическая линия регрессии. *По оси абсцисс* — масса тела, г; *по оси ординат* — разница масс, г.

The ralation between the chaffinches body mass and the losses in body mass during acclimation to a new cage condition.

Each point: mean value of body mass of 3—5 birds. *The straight line* — theoretical line of regression. *Abscisse* — body mass, g; *ordinate* — difference in body mass, g.

может быть нарушена проще всего при их перемещении из природной обстановки в неволю. После временного уменьшения массы тела, если птица помещена в условия, соответствующие ее потребностям, она восстанавливает свою массу до уровня, который будет

характерен для нее в новых условиях. Если теперь птиц, привыкших к новым условиям питания и содержания, переместить в другую вольеру или клетку, они опять уменьшат массу тела и восстановят ее, но теперь уже до исходного для данного опыта уровня. При этом было обнаружено (рис. 29), что чем больше весила птица, тем значительнее была амплитуда колебаний массы ее тела. Данные о восстановлении исходной массы тела птиц после голодания или временного уменьшения калорийности пищи имеются для нескольких видов (King, 1963; Berthold, 1976a, 1976b).

Другой способ доказательства заключается в экспериментальном изменении массы тела птицы или аэродинамической характеристики птицы, прямо связанной с массой тела (Яблонкевич, 1975а). В первом случае к телу зяблика прикрепляли дополнительный груз так, чтобы он не мешал птице нормально двигаться, во втором — уменьшали длину крыла, немного подрезая маховые, причем способность к полету полностью сохранялась. В обоих случаях изменялась аэродинамическая характеристика летательного аппарата — нагрузка на крыло — только в первом случае организм реагировал непосредственно на изменение массы, а во втором — на изменение площади крыла.

4.1.5.2. РЕГУЛЯЦИЯ МАССЫ ТЕЛА В ПЕРИОД МИГРАЦИИ

В период миграции к птице как летательному аппарату предъявляются особенно высокие требования, часто противоречивые: 1) высокая энерговооруженность, для того чтобы иметь возможность совершать миграционный бросок через экологические преграды, где невозможна кормежка; 2) необходимость сохранения определенного соотношения между несущей поверхностью крыльев и массой тела, для того чтобы летательный аппарат имел аэродинамические характеристики, оптимальные для полета. Следовательно, первое требует увеличения массы тела за счет энергетических резервов, а второе — ее снижения, чтобы мощность, определяемая мышцами, была достаточной. Это противоречие разрешается таким образом, что происходит уменьшение нежирной массы тела за счет снижения содержания воды в тканях и увеличения протеинового компонента в полетной мускулатуре и накопления больших жировых резервов (Яблонкевич, 1975б). Жировые резервы у зяблика не всегда максимальны. Их величина зависит от условий миграционного пути и становится наибольшей непосредственно перед экологическими преградами (Дольник, 1971б, 1975). Кроме того, формируется особая тактика миграционного полета, когда дни миграции чередуются с остановками (Дольник, Блюменталь, 1964; Блюменталь, 1971). Во время остановок птицы усиленно кормятся, накапливая жировые запасы и увеличивая массу тела, а достигнув определенной массы, — начинают миграционный полет, в процессе которого масса тела уменьшается. Сле-

довательно, если птицам свойственна регуляция массы тела, то она должна лучше всего проявляться в миграционный период.

Экспериментальное изменение массы тела зябликов путем прикрепления к телу дополнительного груза массой 2 г показало, что масса тела сначала резко уменьшалась, а затем возрастала и стабилизировалась на новом уровне (рис. 30). Таким образом, новый

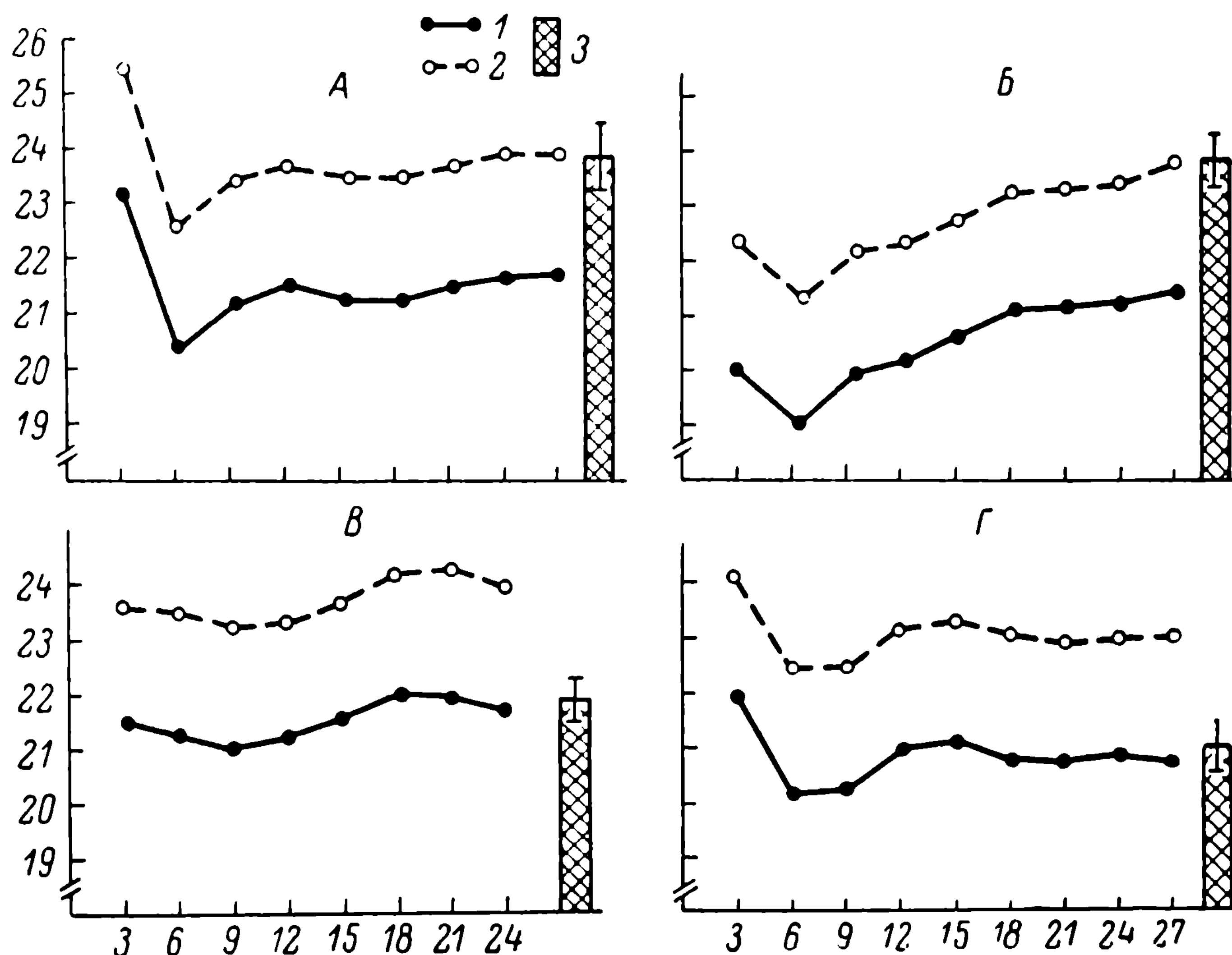


Рис. 30. Динамика массы тела зябликов под воздействием дополнительного груза.

А — в период осенней миграции, жирные птицы; *Б* — в период осенней миграции, маложирные птицы; *В* — в линьку; *Г* — зимой. *1* — чистая масса тела зябликов; *2* — масса тела вместе с нагрузкой; *3* — масса тела контрольных птиц (*вертикальная линия* — ошибка средней). *По оси абсцисс* — дни от начала опыта; *по оси ординат* — масса тела, г.

The dynamics of the body mass in chaffinches under the influence of the additional load.

А — autumnal migration, the heavy fat birds; *Б* — autumnal migration, the slight fat birds; *В* — moult; *Г* — winter. *1* — net body mass; *2* — the birds with additonal load; *3* — controlls. *Abscisse* — days of expcriments; *ordinate* — body mass, g.

уровень демонстрирует результат процесса, связанного с экспериментальным изменением массы. Новая стабилизированная масса тела зябликов уменьшилась на величину дополнительной нагрузки, благодаря этому полетный вес птицы, или нагрузка на крыло, почти не изменился. В этом случае птицы пожертвовали частью массы тела, чтобы сохранить способность к нормальному полету.

Применение нагрузок от 0.8 до 4.0 г показало, что во время миграционного периода зяблики способны регулировать массу тела в диапазоне изменения массы жировых резервов птицы в естественных условиях (от маложирных до очень жирных). В преде-

лах регулируемых величин экспериментальные птицы демонстрировали высокую точность регулирования. Они во всех случаях уменьшали собственную массу на величину, близкую к массе груза, и их полетный вес оставался таким же, как и вес контрольных птиц (Яблонкевич, 1977).

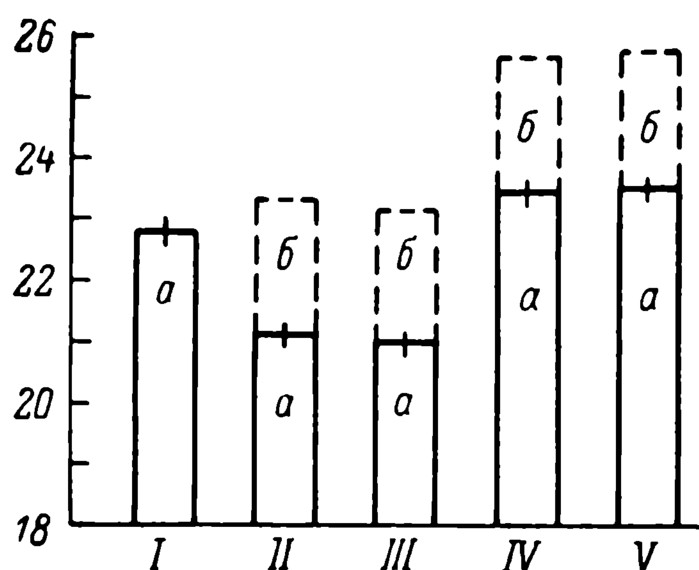


Рис. 31. Соотношение стабилизированных масс тела у контрольных зябликов (*I*) и зябликов с дополнительным грузом, летавших (*II*, *III*) и лишенных возможности летать (*IV*, *V*).

а — чистая масса тела, г; *б* — масса дополнительного груза. *По оси ординат* — масса тела, г.

Relations of stabilized body mass in control chaffinches and chaffinches with additional load, which flew, and which did not fly.

I — control birds; *II*, *III* — birds that had possibility to flight; *IV*, *V* — birds that had no possibility to flight. *a* — the net body mass; *б* — mass of additional load. *Ordinate* — body mass, g.

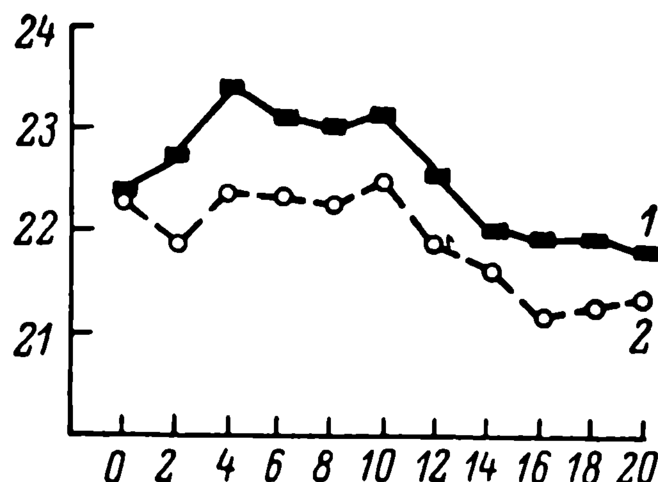


Рис. 32. Изменение массы тела у зябликов с укороченными маховыми перьями крыльев в период весенней миграции.

1 — контрольные птицы ($n=10$); *2* — экспериментальные птицы ($n=10$). Обозначения как на рис. 30.

Changes of body mass in chaffinches with shorthened primaries feathers during vernal migration.

1 — control birds; *2* — experimental birds. Symbols as in fig. 30.

Важно отметить, что в условиях, когда птицы были искусственно лишены возможности летать, они не проявляли способности к регуляции полетного веса (рис. 31), а стремились поддерживать собственную массу на прежнем уровне и даже повышали ее, не обращая внимания на дополнительную нагрузку (Яблонкевич, 1976а). Следовательно, способность контролировать массу тела и возможность регулировать ее величину связаны с возможностью летать, пользоваться крыльями.

Известно, что птицы с подрезанными маховыми перьями сохраняют способность к полету. Это считали доказательством наличия у них избыточного аэродинамического качества и большого резерва мощности (разница между необходимой для полета в данное время и располагаемой мощностью). Если бы это было так, то при

подрезании концов маховых перьев не должно было обнаруживаться изменений в других аэродинамических показателях. Проведенные эксперименты показали, однако, что при укорачивании маховых на 1 см масса тела у зябликов уменьшается (рис. 32) на величину близкую к рассчетной (по формуле регрессии масса тела—длина крыла). Таким образом, аэродинамическая характеристика летательного аппарата — нагрузка на крыло как отношение массы тела к площади крыла — сохраняется на прежнем уровне, активно регулируется. Следовательно, аэродинамическое состояние летательного аппарата при полете контролируется по нескольким параметрам и поддерживается на определенном уровне путем изменения одного из них, в данном случае массы тела. Этим сохраняется способность к полету и достижению цели.

Каркасный анализ экспериментальных птиц во время миграции показал, что изменение массы тела зябликов после дополнительной нагрузки происходит в результате уменьшения или увеличения содержания общих липидов тела на соответствующую величину (Яблонкевич, 1976а). Отсюда вытекает, что регуляция массы тела и регуляция величины жировых резервов взаимосвязаны и образуют единую систему и что в миграционный период жировые депо выполняют еще одну важную функцию, а именно являются звеном в механизме регуляции массы тела (Яблонкевич, 1977).

4.1.5.3. РЕГУЛЯЦИЯ МАССЫ ТЕЛА ЗЯБЛИКОВ В НЕМИГРАЦИОННЫЕ ПЕРИОДЫ

В период линьки под воздействием дополнительного груза собственная масса тела зябликов почти не изменилась, а полетный вес значительно увеличился по сравнению с таковым контрольных птиц (рис. 30, *В*). Эта реакция отличается от той, которая имеет место у птиц той же исходной массы в миграционный период (рис. 30, *Б*). Следовательно, зяблики, находясь в линном состоянии, не обладают способностью регулировать свой полетный вес, а стремятся поддерживать на постоянном уровне собственную массу тела. Данные каркасного анализа показали, что между контрольными и экспериментальными птицами не было различий в содержании воды, сухого—нежирного компонента и жира в тушке.

В период линьки все адаптации птиц направлены на успешную замену оперения. Кормовые условия в это время хорошие, и зяблики не перемещаются на значительные расстояния. Масса тела варьирует незначительно, характерен нулевой энергетический баланс. Основными компонентами массы тела, которым свойственны колебания, являются протеины и вода, содержание жира не велико (Гаврилов, 1972б). Экспериментальные птицы компенсируют энергию, затраченную на дополнительную нагрузку, уменьшая двигательную активность (с 5.1 тыс. прыжков в сутки

до 2.35 тыс. прыжков). Таким образом, в период линьки у зябликов отсутствуют экологические предпосылки и необходимость для развития строгой регуляции массы тела и, кроме того, отсутствует динамический лабильный компонент массы тела, который мог бы обеспечить возможность ее регуляции.

В зимний период, в условиях вольеры, масса тела зябликов может быть различной в зависимости от величины жировых резервов, которая, как известно, зимой связана обратной зависимостью с температурой окружающей среды (Дольник, 1967а). Под действием дополнительной нагрузки в 2.3 г зяблики незначительно снизили собственную массу тела; она стабилизировалась в среднем на уровне 20.9 ± 0.3 г, в то время как у контрольных птиц она составляла 21.0 ± 0.4 г (рис. 30, *Г*). Отдельные птицы обладали способностью снижать массу тела в зимний период, компенсируя тем самым дополнительную нагрузку. Сравнивая изменение каркасных компонентов у таких зябликов, обнаружили, что масса тела у них может уменьшиться на 1 г. При этом содержание липидов снижается на 55% (от 1.04 до 0.47 г на птицу). В зимний период, как и во время линьки, компенсация дополнительной нагрузки происходит за счет уменьшения затрат энергии на двигательную активность.

Если зябликов, находящихся в зимнем состоянии, поместить в условия длинного фотопериода, то можно вызвать у них преждевременное развитие отдельных элементов весеннего миграционного состояния (Дольник, Гаврилов 1972). Воздействие дополнительной нагрузки у таких птиц вызывает тот же эффект, что и у птиц в естественном миграционном состоянии.

Приведенные данные позволяют заключить, что у перелетного зяблика существует годовой цикл регуляции массы тела, который четко скоординирован с миграционным состоянием и с годовым циклом миграционного жироотложения у данного вида (у оседлого домового воробья такая способность не обнаружена, — Яблонкевич, 1976б).

Таким образом, у зябликов масса тела представляет собой не просто сумму компонентов, каждый из которых контролируется своими собственными закономерностями (типом метаболизма и количеством поступившей и израсходованной энергии). Она активно регулируется как целое, как важная аэродинамическая характеристика. В определенные периоды годового цикла, когда цель — достижение зимовок или мест гнездования, находящихся за тысячи километров, эта регуляция проявляется особенно отчетливо и точно. Она способствует тому, что в изменяющихся условиях окружающей среды поддерживаются такие аэродинамические характеристики летательного аппарата, которые способствуют оптимальному полету с точки зрения запаса мощности и энергетического обеспечения полета для достижения цели. Следовательно, регуляция массы тела — важнейшая адаптация, способствующая успешному осуществлению миграции.

4.2. ДИНАМИКА СРЕДНЕЙ МАССЫ ПОПУЛЯЦИИ ЗЯБЛИКА

Средняя масса тела птиц в популяции составляется из индивидуальных циклов масс тела отдельных особей. Масса тела особей в выборке в данное время различна из-за индивидуальных вариаций в уровнях массы, сроках сезонных состояний, различий в соотношении возрастных групп.

На рис. 33 представлены сезонные изменения средней массы тела зябликов Куршской популяции. После прилета с зимовок, который происходит в течение апреля, у самцов и самок масса тела снижается вследствие уменьшения содержания жира в теле, а затем вновь возрастает. Картина изменения массы тела у самцов и самок в этот период различна. Более значительное увеличение массы тела самок связано с ростом гонад, формированием яиц и наседного пятна (Блюменталь, 1965б). На разных стадиях размножения масса тела самок варьирует сильнее, чем масса тела самцов (табл. 17). Неразмножающиеся самки (даже жирные) имеют более низкую массу, чем размножающиеся. Размножающиеся самцы весят меньше, чем неразмножающиеся. Масса тела зябликов перед началом линьки наиболее низка. В процессе линьки она увеличивается пропорционально индексу регенерации оперения (Гаврилов, Дольник, 1974). В короткий промежуток после окончания линьки перед осенним миграционным жироотложением масса тела уменьшается. Следует отметить, что 70% зябликов покидают контролируемый район Куршской косы к середине августа (см. 11.1), т. е. на ранних стадиях линьки. В дальнейшем на косе появляются линяющие птицы из близлежащих районов и пролетные. В миграционный период масса тела зябликов различна в зависимости от величины их жировых резервов, т. е. от готовности к миграционному полету (Блюменталь и др., 1967; Дольник, Блюменталь, 1967).

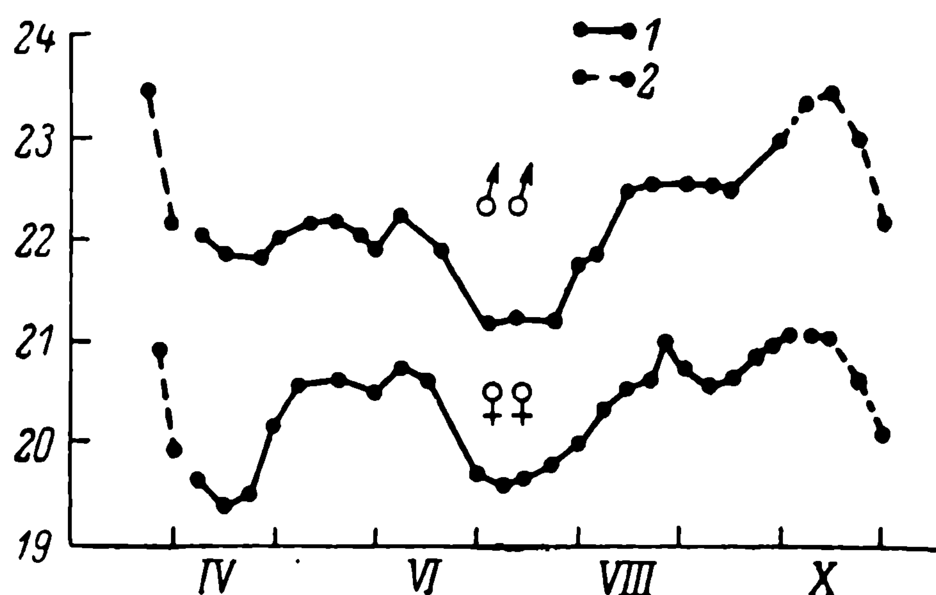


Рис. 33. Сезонные изменения массы тела зябликов (г; *по оси ординат*) Куршской популяции.

1 — местные птицы; *2* — пролетные птицы. *Каждая точка* — среднее от взвешивания 20—50 птиц.

Seasonal variations of body mass in chaffinches (g; *ordinate*) of Kurische Nehrung.

1 — local birds; *2* — transit birds. *Each point*: mean of 20—50 weighings.

4.3. КАЛОРИЙНОСТЬ БИОМАССЫ ЗЯБЛИКОВ

Калорийность тела зяблика определяли путем сложения масс его основных компонентов (протеинов, жиров, углеводов), умноженных на их известную удельную калорийность. Масса компонентов была определена при каркасных анализах (табл. 16).

В связи с различной калорийностью птиц во время разных сезонных состояний (рис. 34) их способность выживать при временном нарушении возможности восстанавливать энергетические резервы также неодинакова. Некоторая часть из всей энергии особи не может быть использована для жизнедеятельности, так как представляет собой калорийность структурных компонентов тела. Эта величина у взрослых птиц практически не изменяется в течение года. Зяблики, лишенные возможности кормиться, в предлетальном состоянии имеют массу 16.3 г. Их калорийность составляет 11.7 ккал на птицу (табл. 20).

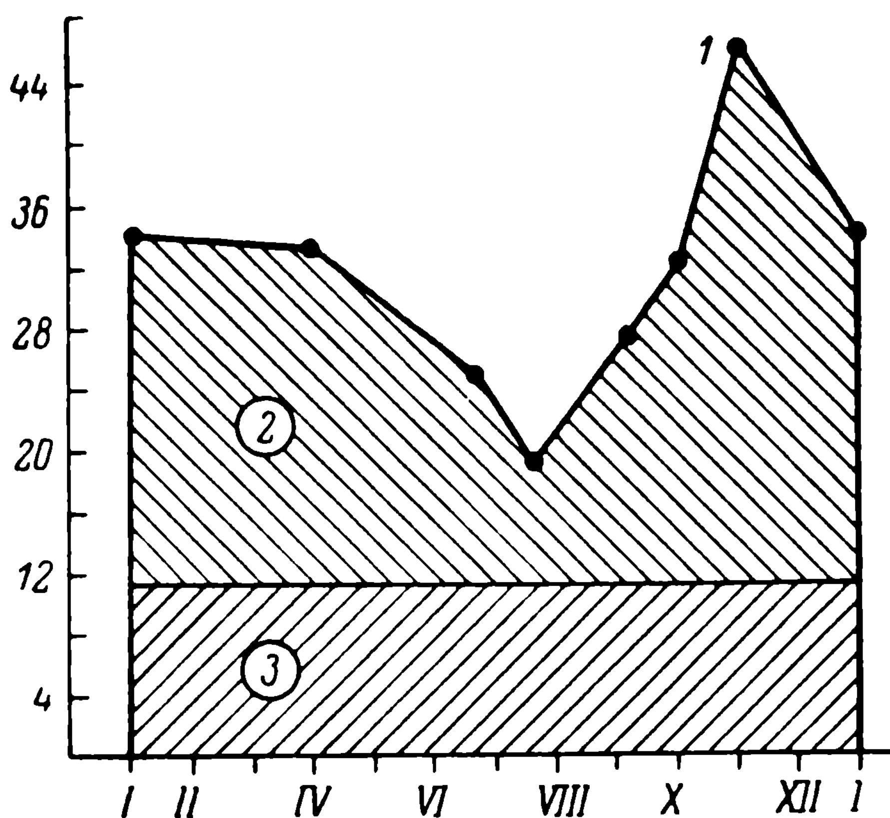


Рис. 34. Сезонные изменения калорийности зябликов Куршской косы.

1 — общая калорийность; 2 — калорийность, используемая для жизнедеятельности; 3 — калорийность структурных компонентов тела. *По оси ординат* — калорийность особи, ккал/птицу.

Seasonal variations of caloric values of chaffinch body of Kurische Nehrung.

1 — total caloric value; 2 — used for maintenance; 3 — caloric value of structural components of body. *Ordinate* — caloric value, kcal/birds.

Наибольшим количеством энергии, которое может быть использовано для жизнедеятельности, зяблики обладают в миграционный период, а наименьшим — в период линьки (табл. 21). Поскольку метаболизм покоя имеет свой годовой цикл, зависящий от сезонного состояния птицы и температуры среды (см. 2.3.3), то, хотя зимняя калорийность птиц выше, энергии им хватает на 33 ч существования в покое, а в период линьки — на 38 ч. Этого же запаса энергии достаточно на 5.8 ч непрерывного полета зимой и на 4.1 ч в период линьки. Энергетические возможности птиц наиболее велики в период миграции. Жирным птицам энергетические запасы позволяют непрерывно лететь более 10 ч. Известно, что на 100 км пути птица расходует 5—7 ккал (Дольник, Гаврилов, 1971б). В таком случае энергетические ресурсы зяблика позволяют ему преодолеть при непрерывном полете 500—700 км. Это расстояние точно соответствует предельной дальности суточного полета, установленного кольцеванием (Блюменталь и др., 1967; Дольник, 1971б, 1975; Паевский, 1971).

Таблица 20

Неиспользуемая для жизнедеятельности калорийность зяблика ($n=5$)

Non-energetical caloricity of chaffinch ($n=5$)

Масса, г		Время жизни, ч	Масса, г			Калорийность, ккал/птицу
исходная	летальная		воды	сухого-нежирного компонента	жира	
22.8	17.4	39	8.23	2.94	0.16	11.7
22.5	17.0	37	8.20	2.91	0.19	11.9
21.9	15.7	50	7.18	2.90	0.16	11.7
21.5	16.5	37	7.12	3.04	0.16	12.1
21.0	15.1	50	7.18	2.82	0.16	11.3
Среднее.. 21.9±0.3	16.3±0.4	45.3±3	7.50±0.30	2.92±0.08	0.16±0.01	11.7±0.13

Таблица 21

Используемая для жизнедеятельности калорийность зяблика

The caloric value used for maintenance in chaffinch

Сезонное состояние	Калорийность, ккал/птицу		Метаболизм покоя,[1] ккал/ч	Запас используемой энергии	
	общая	используемая		в покое, ч	в полете,[2] ч
Зимнее . . .	34.4	22.7	0.68	33	5.8
Предмиграционное	32.1	20.4	0.34	60	5.2
Миграционное:					
маложирные	39.5	27.8	0.45	62	7.0
жирные	54.1	42.4	0.45	92	10.8
Линное	27.4	15.7	0.41	38	4.1

[1] Из: Дольник, Гаврилов, 1971а.
[2] Энергия полета зяблика 3.87 ккал/ч (из: Дольник, Гаврилов, 1971б).

Глава 5

СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЗЯБЛИКОВ

SOCIAL BEHAVIOUR OF CHAFFINCHES

ABSTRACT

1. Nine forms of social behaviour of the chaffinch are described: investigative, contactual, agonistic, sexual, ingestive, eliminative, epimeletic, et-epimeletic, allelomimetic.

2. Elements of agonistic behaviour are included in most of the other forms of behaviour rapprochements, is accompanied often by infringement of individual distance.

3. Forms of friendly behaviour (ingestive, eliminative, epimeletic and et-epimeletic) occur only during the breeding season and accompany only the parental and mating behaviour.

Fringilla c. coelebs has a smaller individual distance (see fig. 42 and 43) and is less agressive than *F. c. gengleri* (Marler, 1956a, 1956b).

5.1. ВВЕДЕНИЕ

Система социальных взаимоотношений, или этологическая структура популяции, в сообществах птиц складывается из многочисленных связей между особями различных половых и возрастных групп. Общественную среду практически любой особи на разных этапах ее жизни составляют компаньоны пяти типов: родители, дети, половой партнер, сверстник (брат или сестра) и компаньоны по стае (Lorenz, 1935, цит. по: Дементьев, 1940). Каждый из них, выступая в роли внешнего раздражителя, вызывает у данной особи специфическую реакцию. Последняя зависит также и от внутреннего состояния особи в момент контакта компаньонов: аппетенции (побуждения совершить действие) или аверсии (отвращении, возникшем в результате влияния внешнего раздражителя), или сложного соотношения этих двух мотивов (Craig, 1918, цит. по: Marler, Hamilton, 1966). Под влиянием внешнего раздражителя у особи возникает ответная реакция, конечное выражение которой — моторные действия, отражающие внутреннее состояние особи. У птиц они могут быть выражены в виде движений перьев,

различных частей тела, локомоторных действий и вокализации. Моторные действия служат не только для осуществления намерений данной особи, но и могут давать информацию компаньону о том, что она намерена делать в следующий момент (например, принятие позы угрозы указывает на то, что в следующий момент особь может перейти в атаку; принятие стартовой позы демонстрирует готовность птицы взлететь и т. д.). Марлер (Marler, 1956a) указывает, что, хотя по моторным действиям нельзя количественно судить о внутренней мотивации, они в какой-то степени отражают не только характер, но и силу побуждения. Это позволяет детально анализировать формы социального поведения путем визуальных наблюдений, выяснять их функциональное значение и в какой-то степени судить о внутренней мотивации наблюдаемых особей.

Цель настоящей главы — дать характеристику социального поведения зяблика. Рядом английских исследователей (Hinde, 1955, 1956; Marler, 1956a) детально описаны некоторые формы поведения и проанализированы их причинно-следственные связи у оседлого подвида *Fringilla c. gengleri*, поэтому в нашу задачу входило обнаружение описанных форм у *F. c. coelebs*, выявление сходства и различия в поведении оседлого и перелетного подвидов и проведение дополнительных исследований неизученных особенностей поведения зябликов.

5.2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение поведения зябликов проводилось в природе и в неволе. Наблюдения в природе велись в 1974—1976 гг. с начала апреля по конец сентября, т. е. с момента прилета до отлета местных птиц. Они осуществлялись из шалашей-засидок, устанавливаемых на гнездовых участках зябликов, в местах концентрации корма и у водоемов. Кроме того, проводились маршрутные наблюдения. За пленными птицами наблюдали в течение всего года. Группы, насчитывающие от 8 до 60 особей, содержались летом в уличных вольерах размером $2 \times 3 \times 2.5$ м^3, а зимой в вольере, размещенной на отапливаемой веранде. Вода и разнообразный корм давались в избытке. И вольерные, и свободноживущие особи, за которыми велись наблюдения, были помечены индивидуальными сочетаниями цветных колец.

5.3. ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

В поведении зябликов хорошо прослеживаются различные реакции от слабых движений намерения, предшествующих какому-либо действию, до завершающего поведенческого акта. У них выражены в той или иной степени все 9 форм социального поведения, выделенных Скоттом у животных (Scott, 1956).

5.3.1. ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Любой тип общения начинается с исследовательского поведения (investigative behaviour). Его цель — получить наиболее полную информацию о социальном компаньоне или каком-либо другом раздражителе. Эта форма поведения осуществляется при помощи акустической и зрительной ориентировочных реакций, которые заключаются у зябликов в следующем: 1) поворачивании головы из стороны в сторону, 2) втягивании и вытягивании шеи, 3) приведении тела то в горизонтальное, то в вертикальное положение путем сгибания или сильного выпрямления ног (рис. 35). Благодаря им зяблик получает возможность исследовать объект с разных сторон и, компенсируя таким образом отсутствие бинокулярного зрения и наружных ушных раковин, получить о нем более объемное представление. Во время этих движений перья зяблика обычно бывают плотно прижаты к телу. Это способствует принятию стартовой позы и позволяет птице быстро улететь, если исследуемый объект таит в себе опасность.

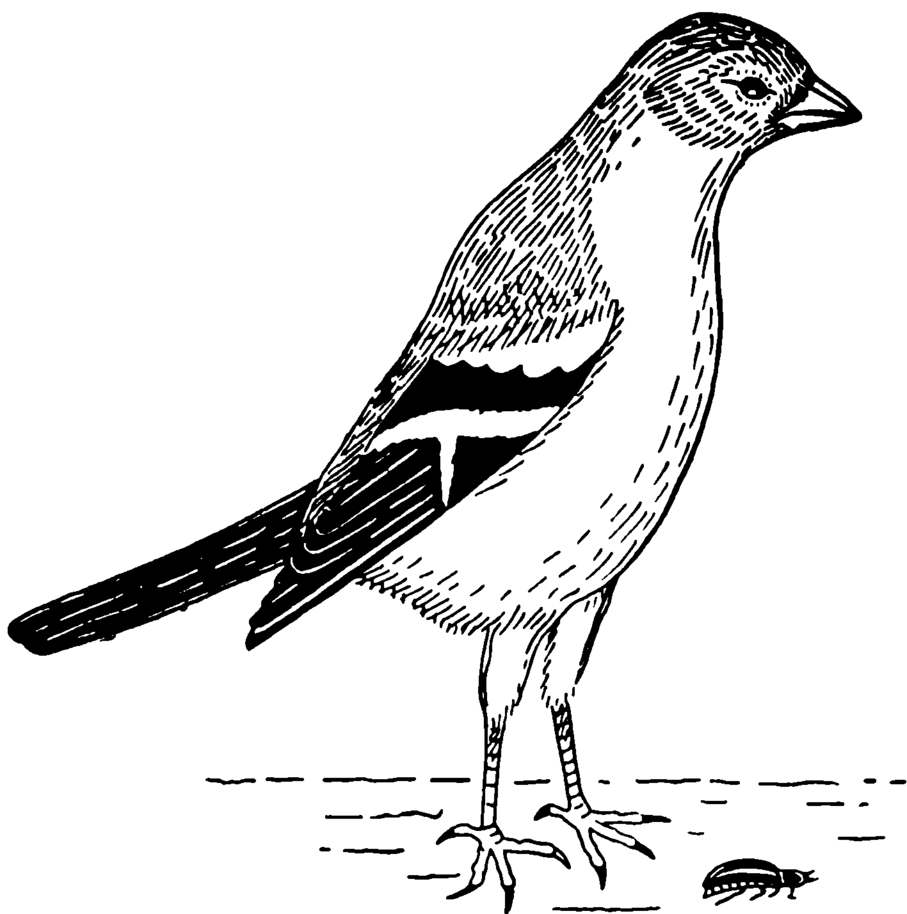


Рис. 35. Исследовательское поведение. Поза любопытства.

Тело вертикально, ноги сильно выпрямлены, шея вытянута, голова слегка наклонена на бок. Перья на голове сильно прижаты. Белое пятно на плече приоткрыто.

Investigative behaviour.

5.3.2. КОНТАКТНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Контактное поведение (contactual behaviour) — наиболее примитивный тип социального поведения, так как любой тип контакта начинается со сближения. Оно встречается у большинства видов и выражается в стремлении к образованию скоплений себе подобных особей путем простого физического сближения. Для многих животных, в частности для насекомых, млекопитающих, характерно так называемое скучивание, т. е. такая форма контактного поведения, когда особи образуют плотные скопления, тесно соприкасаясь друг с другом своими телами (Шовен, 1972; Герман, 1973).

У зябликов мы наблюдали скучивание слетков. Птенцы, выкормленные вручную, устраивались на ночлег плотными группами (рис. 36). 15—17-дневные слетки, посаженные в клетку таким об-

разом, что родители продолжали кормить их сквозь прутья, днем в плохую погоду сидели на одной жердочке, прижавшись друг к другу. Один раз мы наблюдали аналогичную картину поведения слетков приблизительно того же возраста в природе. По-видимому, в этих случаях скучивание носило в основном терморегуляторный характер.

Телесный контакт между взрослыми зябликами мы наблюдали лишь изредка у вольерных особей во время ночлега.



Рис. 36. Молодые зяблики ночью.
Дистанция между большинством отдыхающих особей отсутствует.

Resting of young chaffinches during the night.

Зяблики, как и некоторые другие виды птиц, относятся к так называемым дистантным животным, т. е. таким, у которых существует индивидуальная дистанция (individual distance) (Conder, 1949) — небольшое пространство вокруг птицы, на котором она не терпит присутствия другой особи. Наличие индивидуальной дистанции препятствует скучиванию, однако, по наблюдениям в неволе, зяблики во время отдыха предпочитают придвигаться друг к другу, образуя группировки, хотя существование свободного пространства позволяет им держаться более разрозненно. Это хорошо иллюстрируют измерения расстояния между особями при разных формах активности. Расстояние между отдыхающими зябликами (settle distance) в среднем ниже, чем между переме-

Таблица 22

Пространственное размещение зябликов в вольере при разных формах активности

Settle and arrival distances between captive chaffinches

Пол контактирующих особей	Расстояние (см) между	
	перемещающимися особями	отдыхающими особями
Самец—самец	34.1 ±0.62	28.3 ±0.91
Самец—самка	27.2 ±0.76	23.6 ±0.90
Самка—самка	28.3 ±0.46	26.3 ±0.68

щающимися по жердочкам (arrival distance) (табл. 22). Стремление к сближению во время отдыха указывает на наличие контактного поведения у взрослых особей.

В природе проявление контактного поведения приводит к образованию стай. Это явление имеет место: а) при временном ослаблении или утрате территориальности в неблагоприятную погоду весной (см. 10.2.1), б) при переходе от насекомоядности к зерноядности. На Куршской косе молодые зяблики начинают образовывать небольшие стайки в конце июля; взрослые, имеющие более интенсивную линьку и, следовательно, большую потребность в животных кормах, позже — в середине августа (Прокудина, 1975).

5.3.3. АГОНИСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

5.3.3.1. ДЕМОНСТРИРУЕМЫЕ ПОЗЫ

Агонистическое поведение (agonistic behaviour) связано с негативным отношением к компаньону. Характер его проявления зависит от соотношения следующих противоположных стремлений особи в момент контакта: а) спасаться бегством (escape tendention), б) атаковать (aggressive tendention). В том случае, если доминирует первое стремление, особь немедленно улетает или отходит в сторону от компаньона, если второе — атакует противника. Однако чаще всего оба эти стремления присутствуют одновременно. Следует отметить, что атаку противника с интенсивными клевками (клюв — практически единственное орудие нападения у зяблика) мы наблюдали чрезвычайно редко. Основу агрессивных реакций у зяблика составляют угрозы — демонстрация намерения атаковать. В зависимости от того, в какой степени стремление атаковать преобладает над стремлением к бегству, демонстрация угрозы выглядит следующим образом.

1. Слабая угроза. Особь при этом демонстрирует клюв, поворачивая голову в сторону противника (рис. 37).

2. Фронтально разворачивается в сторону противника и, придав туловищу горизонтальное положение, вытягивает

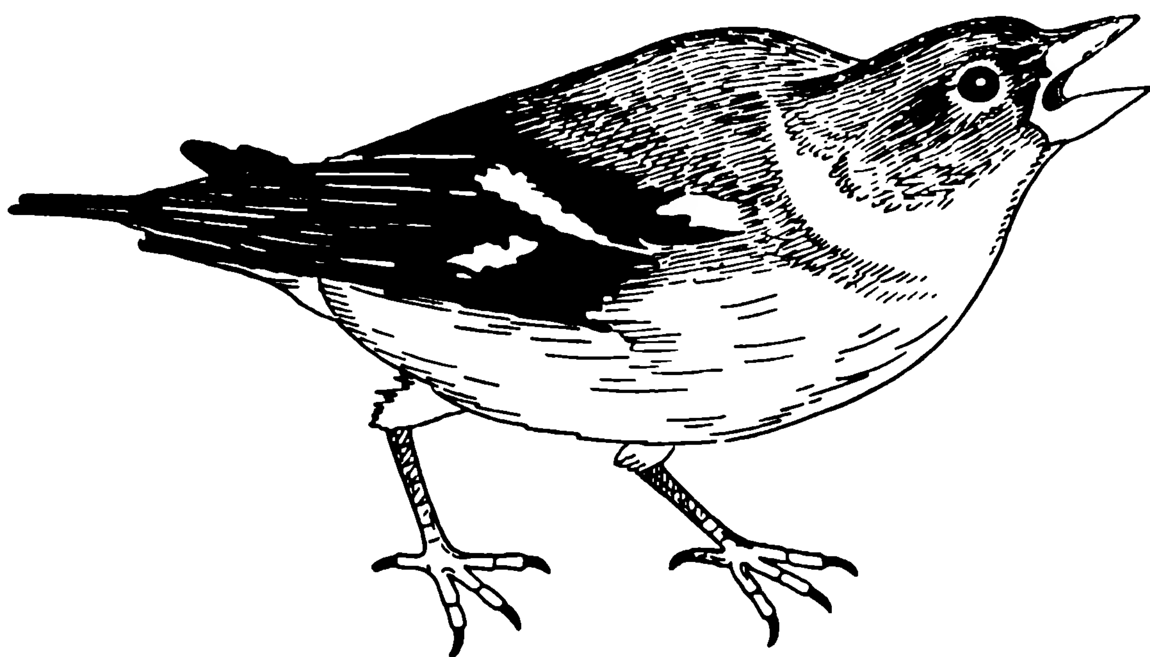


Рис. 37. Атака «вперед головой».

Корпус почти горизонтален, лапы согнуты, перья на теле и особенно на голове прижаты, белое пятно на плече приоткрыто. Клюв нацелен в сторону противника, глаз выпучен. Корпус развернут к противнику фронтально.

«Head-forward» display.

шею — угроза «вперед головой» («head-forward» display). Это более сильная угроза, чем предыдущая, так как содержит больше элементов атаки.

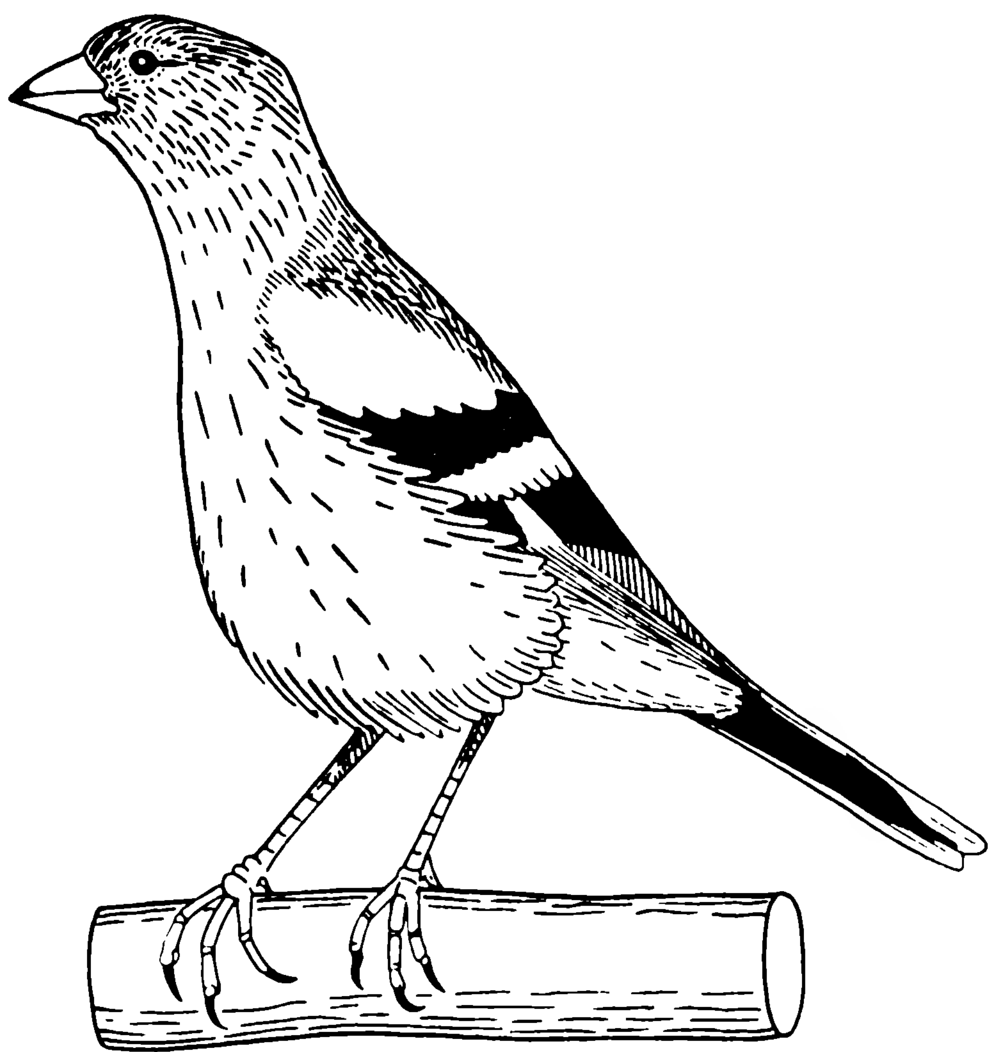


Рис. 38. Поза «преувеличения», принимаемая самцом-доминантом.

Корпус поднят вертикально, шея вытянута. Перья на боках сильно взъерошены и опущены вниз, а на голове — прижаты. Клюв нацелен в сторону противника.

The aggressive posture of dominant male.

3. Угроза «вперед головой», дополненная шипеньем, щелканьем клюва, взмахами крыльев.

4. Демонстрация клюва с быстрым перемещением птицы в сторону противника.

При демонстрациях всех типов угрозы оперение птицы бывает плотно прижато к туловищу (в случае слабой угрозы прижимаются только перья головы), ноги согнуты, глаза широко открыты а иногда, в случае сильного испуга, выпучены. Эти действия характерны для стартовой позы (Marler, 1956a) и служат для показа готовности к перемещению (атаке или отступлению).

Иногда доминирующая особь с целью предотвращения угрозы со стороны компаньона совершает действия, создающие иллю-

зию более крупных, чем на самом деле, размеров тела: выпрямляет ноги, придает туловищу вертикальное положение, взъерошивает перья на боках. При этом клюв повернут в сторону противника (рис. 38).

5.3.3.2. ДОМИНАНТНО-СУБОРДИНАНТНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Проявление агонистического поведения приводит к образованию доминантно-субординантных взаимоотношений, что выражается, во-первых, в доминировании особей одного пола над особями противоположного пола. У зябликов, как и у многих других видов, самцы доминируют над самками в течение всего года, за исключением периода размножения, во время которого у брачных партнеров происходит инверсия доминантности. На нейтральной территории, а также в условиях вольеры, самцы продолжали доминировать в большинстве случаев и в период половой активности.

Во-вторых, наблюдается доминирование одних конкретных особей над другими. Частный случай последнего варианта — образование группировки с иерархической структурой. Для возникновения иерархии необходимо, чтобы особи узнавали друг друга и помнили иерархический ранг компаньонов по группе.

В искусственных группировках формирование взаимоотношений происходит следующим образом: в течение первых 3 сут после помещения зябликов в вольеру идет адаптация к новым условиям. У всех особей резко выражено состояние дискомфорта: а) бóльшую часть времени птицы беспокойно летают по вольере, б) во время передвижения по земле, приближения к кормушке и поилке птицы плотно прижимают оперение, почти полностью открывая белые пятна на плечах, т. е. находятся в позе готовности (рис. 70, *III*) к действию. В это время наблюдается снижение массы тела (рис. 39). Агрессивные контакты почти полностью отсутствуют. В течение следующих 5 сут доля времени, когда зяблики проявляют беспокойство, резко снижается — птицы привыкают к помещению. Масса их тела начинает постепенно восстанавливаться. К концу этого периода возрастает число агрессивных контактов, что связано с началом установления иерархических отношений. При наблюдении за группой через 20 сут после ее помещения в вольеру было отмечено наличие иерархии и уменьшение количества агрессивных контактов. С установлением иерархических взаимоотношений меняется не только количество агрессивных контактов, но и их характер. В сформировавшихся группах в агонистическом поведении зябликов присутствует большой процент «мягких» форм агрессии (см. 5.3.3.1, пункты 1, 2), т. е. таких, которые представляют собой слабую угрозу. Подчиненная особь может отступить при приближении доминанта даже без демонстрации последним угрозы (этот тип контакта обозначен в табл. 23 цифрой 0). Процент же «жестких» форм агрессии, включающих

больше элементов нападения (см. 5.3.3.1, пункты 3, 4), ниже, чем в группах с неустановившейся иерархией (табл. 23).

В группах со сложившейся иерархией подчиненные птицы, подвергшиеся агрессивной атаке со стороны доминанта, иногда вместо отступления принимают «умиротворяющую» позу: взъерошивают перья, сгибают ноги и втягивают шею, стараясь при этом сесть боком к атакующей птице. Эти действия противоположны агрессивным. По мнению Марлера (Marler, 1956a), птица в «умиротворяющей» позе не испытывает страха перед доминантом (рис. 40). Из сказанного следует,

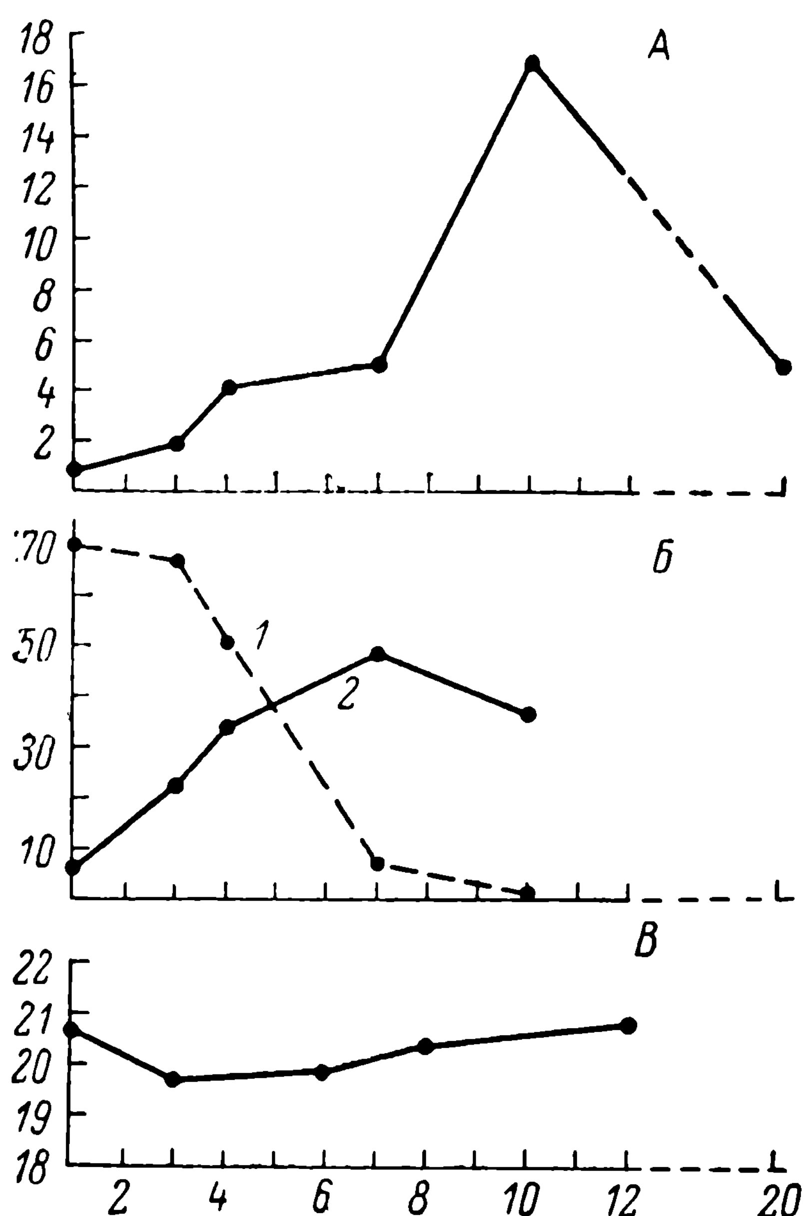


Рис. 39. Изменение поведения и массы тела зябликов при формировании группы.

По оси абсцисс — количество суток, прошедших с момента помещения группы в вольеру; *по оси ординат*: *А* — количество агрессивных контактов в час, *Б* — часть бюджета времени, затраченная на беспокойное летание (*1*), отдых и сидение в позе готовности (*2*), %, *В* — средняя масса тела, г. 4 самца и 4 самки были помещены в вольеру 3×3×2 м³. В утренние часы (до начала кормежки птиц) проводилось взвешивание; с 15 до 16 ч велись наблюдения за поведением; регистрировались ритмика групповой активности по методу Крука (Crook, 1961) и количество агрессивных контактов.

Behaviour and body mass of chaffinches during formig of group.

Abscissa — number of days since a moment of placing of birds in aviary; *ordinate*: *А* — number of aggressive contacts during one hour, *Б* — part of time budget spended on uneasy flying (*1*), sitting drowsly and sitting alert (2), %, *В* — average body mass, g.

что в группах с иерархической структурой агонистические взаимоотношения носят менее острый характер. Однако даже в малочисленных группировках с постоянным составом иерархическая структура может изменяться. Так, мы наблюдали смену мест на иерархической лестнице через 2 мес после установления линейного порядка клевания у зябликов в группе, состоящей всего из 6 особей. В группе из 10 особей иерархия уже имеет не строго линейную, а усложненную «кольцевыми отношениями» структуру (по типу: особь «а» доминирует над особью «б», «б» — над «в», а «в» — над «а»). В больших группах, насчитывающих несколько десятков особей, иерархия носит еще менее четкий характер. Порядок клевания — кольцевой. Наблюдается временное доминирование некоторых особей (в основном, самцов) над другими лишь в определенных участках вольеры. Иерархическое положение особей менее постоянно вследствие того, что в большой группировке особь контактирует с каждым из компаньо-

Таблица 23

Доля «мягких» (0—2) и «жестких» (3—4) форм агрессии в группах с установившимися и неустановившимися иерархическими отношениями, %

«Weak» (0—2) and «strong» (3—4) forms of aggressive contacts in groups with and without hierarchy, per cent

Число особей в группе	Период	Пол контактирующих особ											
		самец—самец				самец—самка				самка—самка			
		число контактов, n	формы агрессивных контактов		$\pm m$	число контактов, n	формы агрессивных контактов		$\pm m$	число контактов, n	формы агрессивных контактов		$\pm m$
			0—2	3—4			0—2	3—4			0—2	3—4	
60—80	Через 3—4 мес после помещения в вольеру	155	66.1	33.9	3.8	133	72.9	27.1	3.8	39	82.1	17.9	6.1
8—10	Формирования иерархии	77	63.6	36.4	5.4	87	60.9	39.1	5.2	40	60.0	40.0	7.7
	Сформировавшихся иерархических отношений	568	74.6	25.4	1.8	590	78.5	21.5	2.9	173	86.1	13.9	2.6

нов реже, чем в маленькой. В связи с этим, она, во-первых, имеет меньше возможностей выяснить иерархические взаимоотношения в группе и, во-вторых, хуже помнит иерархический ранг компаньонов. Поэтому, несмотря на наличие признаков иерархии, в больших группах процент «жестких» форм агрессии выше, чем в малочисленных (табл. 23). Это еще раз подчеркивает, что иерархическая структура у зябликов имеет адаптивный характер, как правило, в малочисленных (приблизительно до 10 особей) постоянных группах.

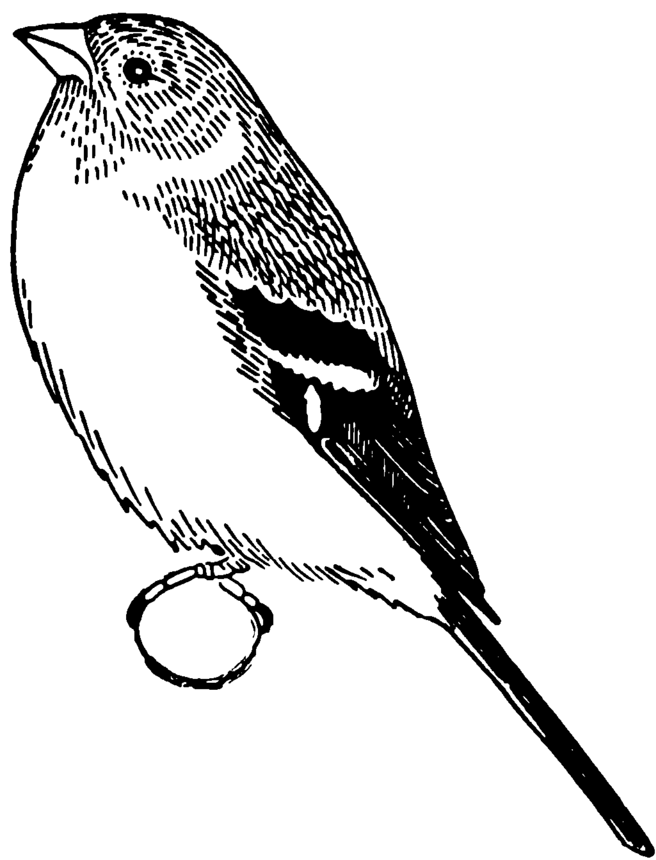


Рис. 40. Поза подчинения («умиротворяющая»).

Оперение сильно взъерошено, голова втянута, клюв немного поднят вверх. Разворот корпуса боком к доминирующей особи, взгляд в сторону.

Submissive posture.

В естественных условиях иерархия имеет место между зябликами-соседями, контактирующими на нейтральной территории, причем место особи на иерархической лестнице тем выше, чем ближе расположено место контакта к гнездовому участку данной особи (см. 10.2.1). В период, когда зяблики полностью утрачивают связь с гнездовыми территориями, т. е. во время миграции, они образуют большие непостоянные группировки, в которых установление иерархических взаимоотношений, основанных на индивидуальном узнавании, невозможно. В этот период уменьшение агонистических контактов происходит в результате изменения индивидуальной дистанции особей.

5.3.3.3. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ДИСТАНЦИЯ

Индивидуальная дистанция — это зона вокруг индивидуума, в пределах которой он не терпит соседства другой особи. Животное сохраняет индивидуальную дистанцию между собой и соседом, уходя от приближающейся особи или прогоняя ее, т. е. проявляет стремление либо к бегству, либо к агрессии. В отличие от гнездового участка или охраняемой территории какого-либо другого типа индивидуальная дистанция не привязана к определенному месту, а существует вокруг индивидуума независимо от его местонахождения в течение всего года.

Измерение индивидуальной дистанции и описание агонистического поведения при ее защите проводилось во время наблюдения в 1975 г. за группами из 8—10 особей в зимний период (с 5 февраля по 3 марта), в периоды весенней миграции (с 5 по 19 апреля), половой активности (с 12 мая по 28 июня), линьки (с 31 июля по

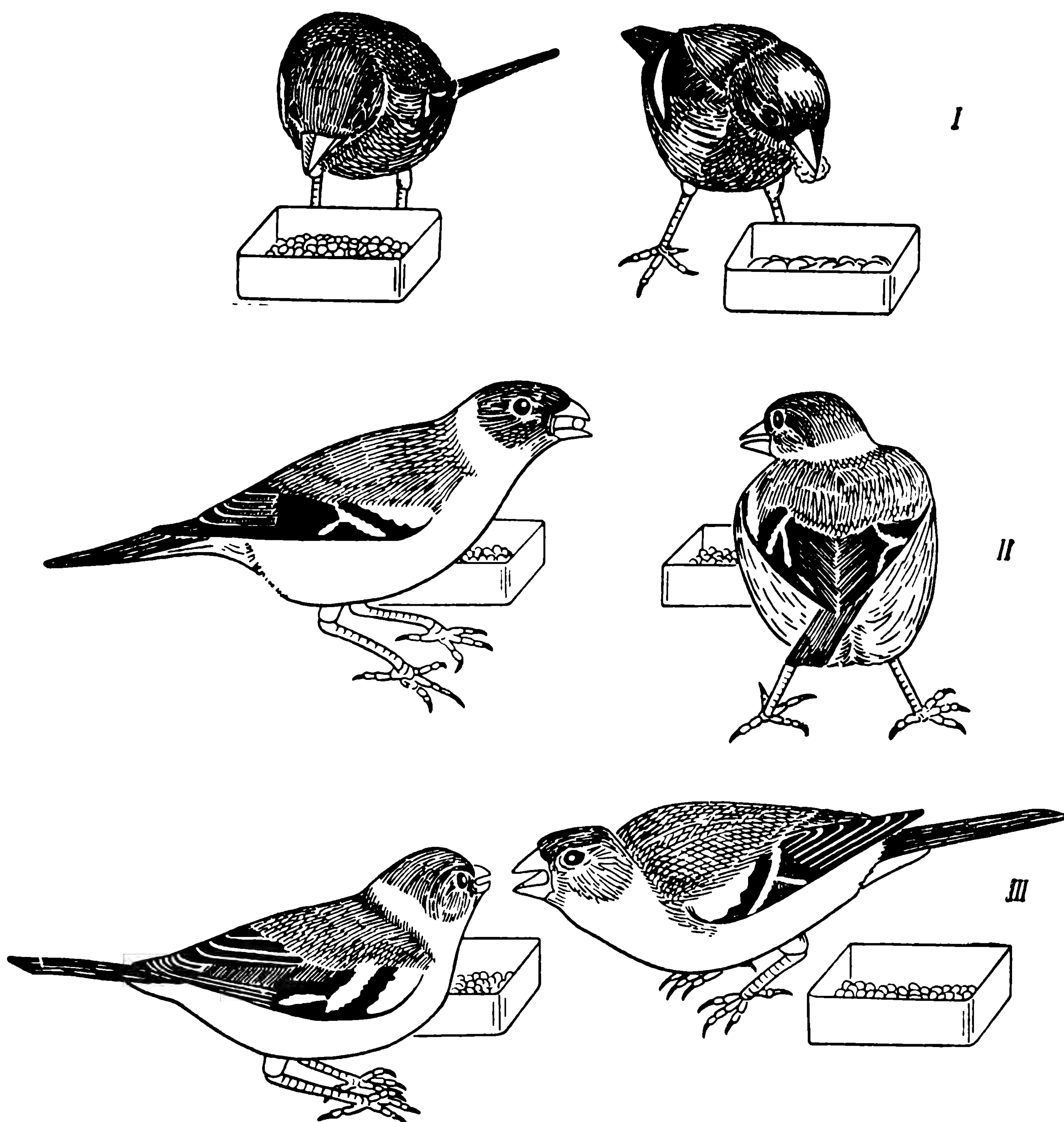


Рис. 41. Позы зябликов, контактирующих у кормушек во время опытов по измерению индивидуальной дистанции.

I — нейтральный контакт. Особи стоят параллельно, не проявляя признаков агрессии или сильного испуга (белые пятна на плечах лишь немного приоткрыты, пристальной фиксации компаньона взглядом нет). *II* — агрессивный контакт. Слабая угроза. Клюв повернут в сторону противника, белые плечевые пятна приоткрыты. *III* — агрессивный контакт. Особь справа атакует, приняв позу «вперед головой». Атакуемая особь отвечает встречной угрозой (демонстрирует клюв, развернув корпус фронтально к противнику). Белые плечевые пятна открыты, перья прижаты, лапы подогнуты.

Postures of chaffinches during feeding near troughs.

I — neutral contact; *II* — aggressive contact; *III* — aggressive contact.

13 августа) и осенней миграции (с 31 сентября по 21 октября). Зяблики для этих экспериментов были отловлены в районе стационара «Фрингилла» Биологической станции ЗИН АН СССР в период с 20 июля по 20 сентября 1974 г. Величина индивидуальной дистанции измерялась по методу Марлера (Marler, 1956b), который охарактеризовал ее как расстояние, на котором 50% контактов между двумя особями кончаются агрессивными стычками и 50% —

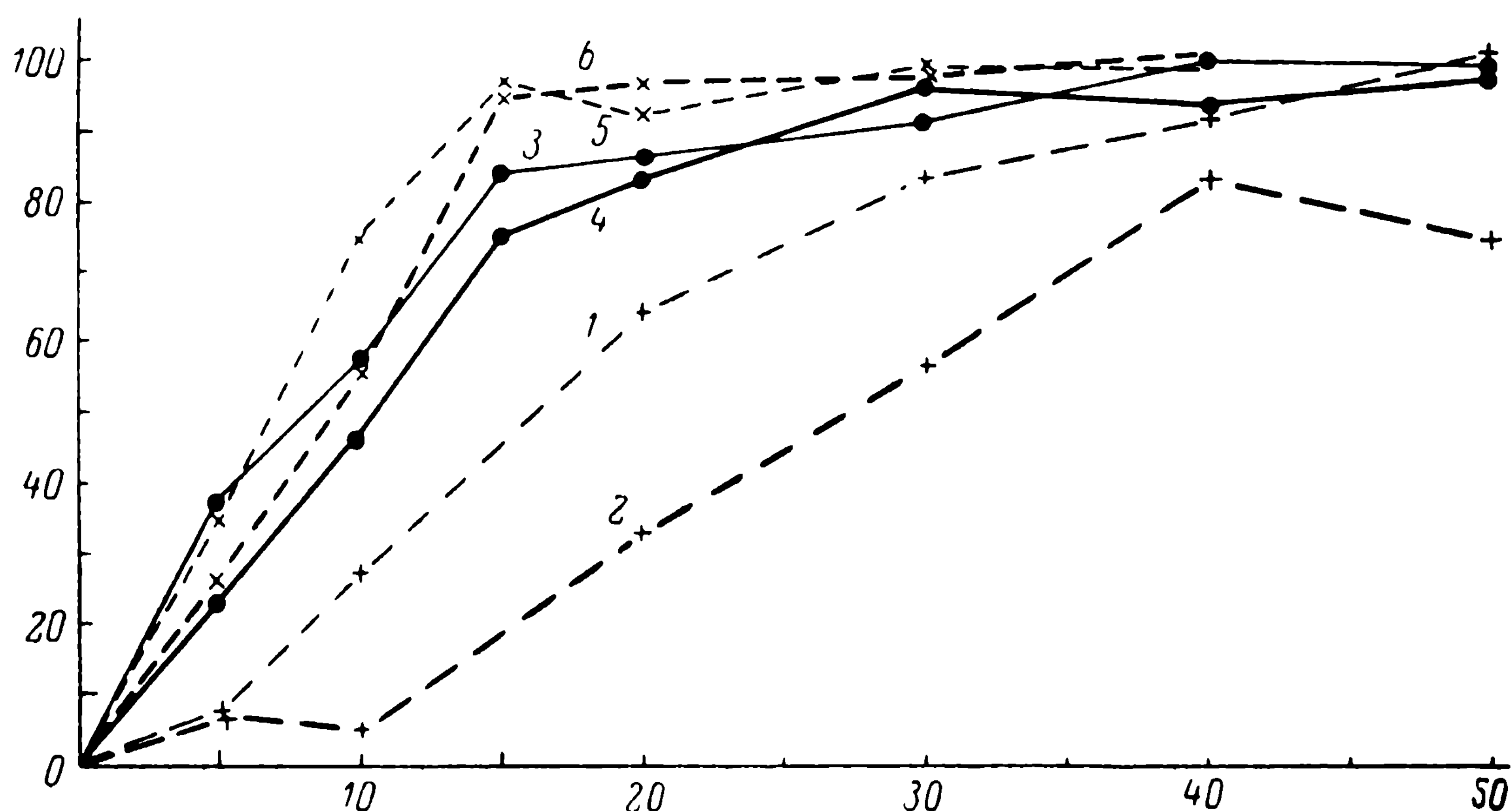


Рис. 42. Процент неагрессивных контактов (*по оси ординат*) между зябликами в опытах с различным расстоянием между двумя кормушками.

1, *2* — контакты между самцами; *3*, *4* — то же, между самцом и самкой; *5*, *6* — то же, между самками. *1*, *3*, *5* — зимний период и периоды миграций; *2*, *4*, *6* — период половой активности и период линьки. *По оси абсцисс* — расстояние между кормушками, см.

Unaggressive contacts per cent (*ordinate*) between chaffinches on different distances.

1, *2* — contacts between males; *3*, *4* — contacts between male and female; *5*, *6* — contacts between females. *1*, *3*, *5* — periods of migrations and winter period; *2*, *4*, *6* — moult period and period of sexual activity. *Abscissa* — distance between troughs, sm.

нейтральными встречами. В каждом из перечисленных сезонов была проведена серия опытов. На землю ставились две кормушки с кормом. В каждом опыте расстояние между ними было различным (5, 10, 15, 20, 30, 40 и 50 см). Во время наблюдений регистрировалось соотношение агрессивных (см. 5.3.3.1) и нейтральных контактов (рис. 41) между птицами, подходившими к соседним кормушкам. Величина индивидуальной дистанции находилась по графику (рис. 42).

По данным Марлера (Marler, 1956b), величина индивидуальной дистанции у оседлого подвида зяблика *Fringilla c. gengleri* различна при контактах особей разного пола. В зимний период при контактах самцов она была равна 18—25 см, при контактах самцов и самок — 10—12 см и при контактах самок — 8—12 см. По нашим наблюдениям, индивидуальная дистанция у зябликов более социального перелетного подвида *F. c. coelebs*

также зависит от пола контактирующих особей: как и у *F. c. gengleri* она наиболее велика при контактах самцов и минимальна при контактах самок. Обнаружены некоторые сезонные особенности изменения индивидуальной дистанции (рис. 43). При контактах всех трех типов ее величина максимальна в период размножения и линьки, т. е., когда зяблики территориальны, а зимой и в пе-

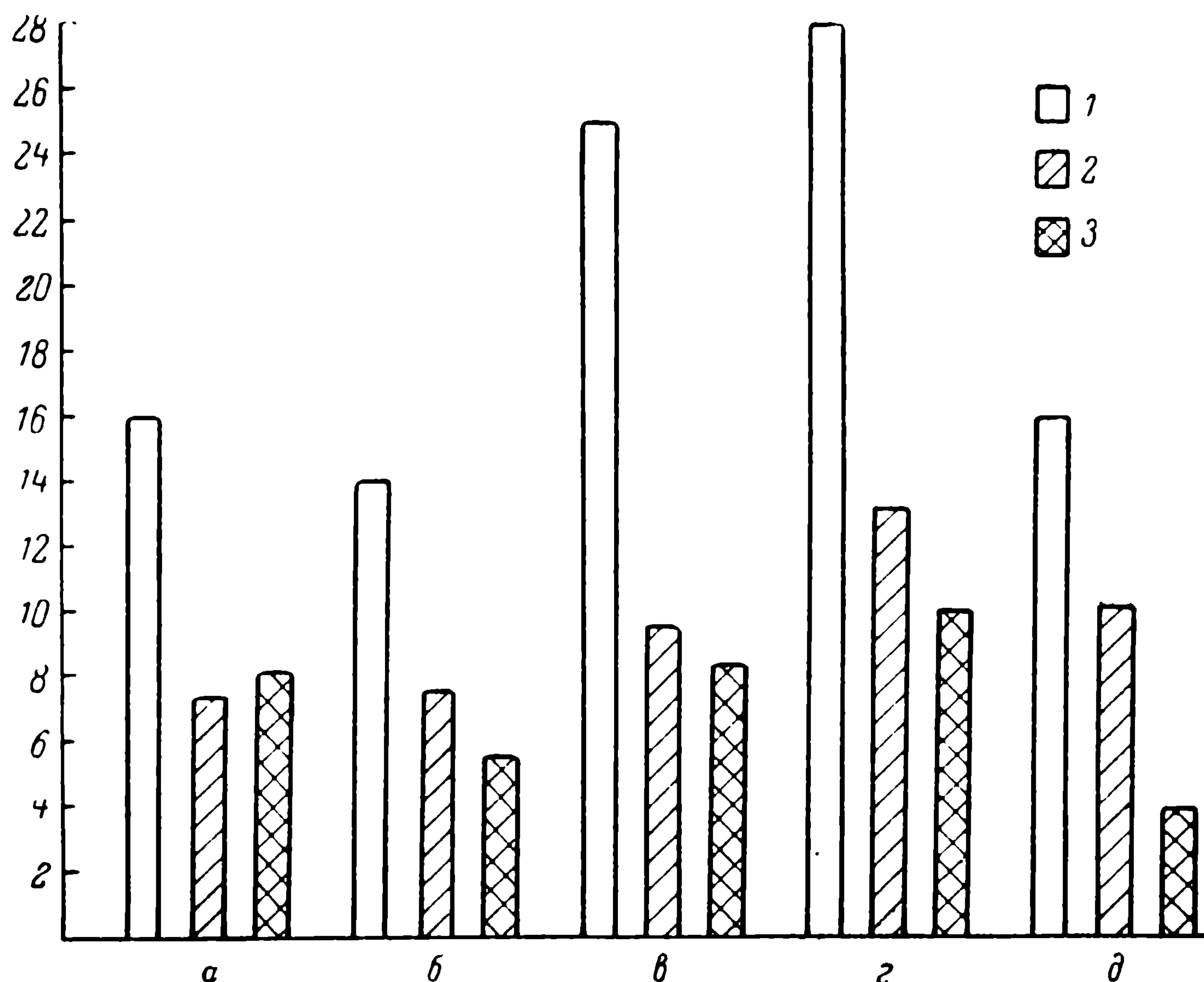


Рис. 43. Величина индивидуальной дистанции в различные периоды годового цикла при контактах между самцами (*1*), самцом и самкой (*2*), самками (*3*).

а — зимний период; *б* — период весенней миграции; *в* — период половой активности; *г* — период линьки; *д* — период осенней миграции. *По оси ординат* — величина индивидуальной дистанции, см.

Individual distance in different periods of annual cycle.

1 — contacts between males; *2* — contacts between male and female; *3* — contacts between females. *а* — winter period; *б* — period of spring migrations; *в* — period of sexual activity; *г* — moult period; *д* — period of autumn migration. *Ordinate* — individual distance, sm.

риоды весенней и осенней миграций наблюдается ее уменьшение до величины меньшей, чем у вышеуказанного неперелетного подвида. Эти различия наиболее четко выражены при контактах самцов. В остальных двух типах сезонные различия проявляются слабее. Процент неагрессивных контактов самцов во время размножения и линьки достоверно ниже, чем во время трех других периодов. Сезонные различия в соотношении агрессивных и неагрессивных контактов самцов и самок, а также самок оказались достоверными лишь в отдельных опытах (табл. 24—26). Таким образом, в течение года даже при одинаковых территориальных условиях

Таблица 24

Достоверность разности процентов неагрессивных контактов между самцами в различные периоды гнездового цикла

Reliabillity of difference between males' unaggressive contacts in the different periods of annual cycle

Расстояние между кормушками, см	P%п.а. — P%зимн.	P%линьк. — P%зимн.	P%п.а. — P%мигр.	P%линьк. — P%мигр.	P%п.а. — P%линьк.	P%зимн. — P%мигр.
10	20.9 (<0.05)	30.8 (<0.001)	12.3 (>0.05)	22.2 (<0.01)	9.9 (>0.05)	8.5 (>0.05)
20	23.7 (<0.01)	34.7 (<0.001)	29.0 (<0.001)	39.9 (<0.001)	11.0 (>0.05)	5.2 (>0.05)
30	17.9 (<0.05)	27.0 (<0.01)	18.8 (<0.05)	28.0 (<0.01)	9.2 (>0.05)	0.9 (>0.05)
40—50	4.7 (>0.05)	15.3 (<0.05)	12.9 (<0.05)	23.5 (<0.01)	10.6 (>0.05)	8.2 (>0.05)

Примечание. P% — процент неагрессивных контактов; зимн. — зимний период; мигр. — миграционный период (суммарные данные за весеннюю и осеннюю миграции); линьк. — период линьки; п. а. — период половой активности. В скобках приведен уровень значимости, *p*.

и постоянном составе группы у особей обоих полов и особенно у самцов готовность к пространственному контакту различна. В периоды, когда в природе зяблики ведут стайный образ жизни (зимой и во время миграции), усиливается реакция на компаньона по группе, о чем можно судить по увеличению синхронности действий во время кормления (Ильина, 1978). Вероятность одновременного на-

Таблица 25

Достоверность разности процентов неагрессивных контактов между самцами и самками зяблика в различные периоды годового цикла

Reliabillity of difference between male—female unaggressive contacts in the different periods of annual cycle

Расстояние между кормушками, см	P%п.а. — P%линьк.	P%линьк. — P%зимн.	P%п.а. — P%мигр.	P%линьк. — P%мигр.	P%п.а. — P%линьк.	P%зимн. — P%мигр.
10	5.0 (>0.05)	25.6 (<0.01)	0.03 (>0.05)	20.6 (<0.05)	20.6 (<0.05)	5.0 (>0.05)
20	6.7 (>0.05)	2.0 (>0.05)	9.7 (<0.01)	14.4 (<0.05)	4.7 (>0.05)	16.4 (<0.001)
30	11.3 (<0.001)	7.1 (>0.05)	3.5 (>0.05)	0.7 (>0.05)	4.2 (>0.05)	7.8 (<0.05)

Примечание. Обозначения как в табл. 24.

хождения на кормном месте нескольких особей возрастает. Следовательно, увеличение порога агрессивности, влекущее за собой уменьшение индивидуальной дистанции в этот период, носит адаптивный характер и позволяет особям теснее размещаться на какой-либо территории, не вызывая агрессии друг у друга.

Небольшое изменение индивидуальной дистанции в период одиночно-семейного образа жизни у самок по сравнению с довольно резким ее увеличением у самцов может быть вызвано следующими причинами.

1. Субъективная, связанная с содержанием в неволе: самки в большей степени, чем самцы, чувствительны к информации, получаемой от территории. Косвенным доказательством этого служит тот факт, что с наступлением периода половой активности из 10 подопытных самцов начали петь и демонстрировать сексуальное поведение 5, в то время как только 1 самка из 10 отвечала на ухаживания самца и приступила к строительству гнезда. Недостаточность информации, возможно, нарушает изменение порога агрессивности.

2. Может существовать и объективная причина. Не исключено, что в природе снижение порога агрессивности в период одиночно-семейного образа жизни характерно главным образом для самцов, так как они играют основную роль в поддержании территориальной структуры популяции.

Таким образом, агонистические отношения тесно связаны с пространственной структурой популяции.

Далее мы рассмотрим другие формы социального общения, в которых присутствуют элементы агонистического поведения.

Таблица 26

Достоверность разности процентов неагрессивных контактов между самками зяблика в различные периоды годового цикла

Reliability of difference between female's unaggressive contacts in the different periods ɔf annual cycle

Расстояние между кормушками, см	$P\%_{\text{оп.п.а.+линьк.}} - P\%_{\text{озимн.+мигр.}}$	Уровень значимости, p
5	8.2	>0.05
10	20.4	<0.05
20	5.1	>0.05
30	0.5	>0.05

Примечание. Обозначения как в табл. 24.

5.3.4. СЕКСУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Сексуальное поведение (sexual behaviour) — составная часть взаимоотношений брачных партнеров. Оно включает в себя копуляцию и предшествующие ей сексуальные демонстрации (sexual display). В основе последних лежат два сложных мотива: сексуальные побуждения, связанные с проявлением половой активности, и агонистические намерения, возникающие при нарушении индивидуальной дистанции. У самцов в начальной фазе предгнездового

периода преобладает тенденция проявлять агрессию по отношению к самке. На более поздних фазах стремление атаковать сменяется на стремление к отступлению (рис. 44). Аналогичные изменения в поведении самцов, связанные с инверсией доминантности полов на время размножения, описаны и у других видов воробьиных (Dilger, 1960).

В целом наблюдаемые нами позы самцов зяблика *Fringilla c. coelebs* на Куршской косе сходны с демонстрациями, детально описанными и проанализированными Хайндом (Hinde, 1955) и Марлером (Marler, 1956a) у подвида *F. c. gengleri*. На ранней стадии формирования пары самец наиболее часто демонстрирует перед самкой «косую» позу («crouching lop-sided» posture) (рис. 45, *I*). Наряду с сексуальным элементом, имеющим место при копуляции (опускание хвоста), она содержит элементы атаки (фронтальный разворот корпуса, опускание головы, как при атаке «вперед головой», визуальная фиксация самки). На ранней фазе предгнездового периода мы даже наблюдали переход сексуальной демонстрации в агрессивную позу.

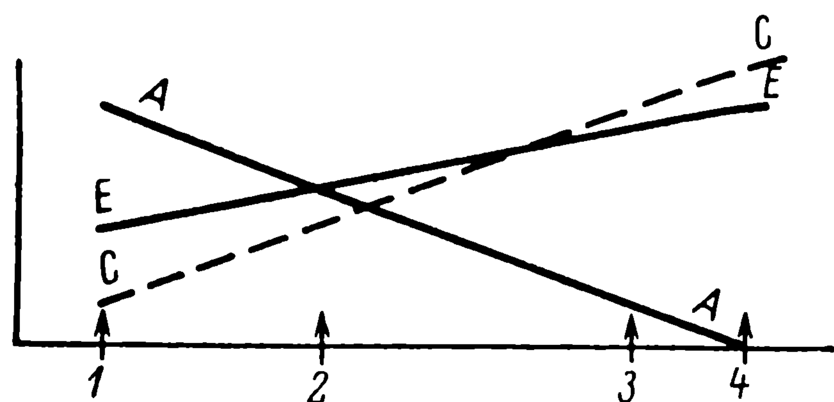


Рис. 44. Диаграмма изменения различных побуждений самца (*A* — к агрессивным действиям, *E* — к отступлению, *C* — к спариванию) при контакте с самкой (из: Marler, 1956a).

По оси абсцисс — фазы предгнездового цикла: *1* — ранняя, *2* — средняя, *3* — поздняя, *4* — спаривание; *по оси ординат* — сила побуждения.

Summary in diagram form of changes with season in male's aggressive (*A*), escape (*E*), and copulatory (*C*) tendencies while in contact with the female (from: Marler, 1956a).

Abscissa — phase of prenesting cycle: *1* — early, *2* — middle, *3* — late, *4* — copulation; *ordinate* — strength of tendency.

На более поздних фазах в демонстрациях преобладает «вертикальная» поза («upright lop-sided» posture) (рис. 45, *II*), которая рассматривается вышеназванными авторами как модифицированная «косая». Агонистические тенденции проявляются в виде элементов испуга (более вертикальное, чем обычно, положение корпуса, вытягивание шеи вверх и запрокидывание головы назад). Переход от демонстрации «вертикальной» позы к копуляции хорошо прослеживается в сексуальной демонстрации, условно названной нами «круговым танцем». Во время него самец движется перед самкой по дуге вправо-влево. Фронтально развернутый корпус периодически вскидывается из горизонтально-вертикального в строго вертикальное положение, при этом голова на вытянутой шее отводится назад. При сильном стремлении копулировать самец изгибает хвост к земле и при очередном подходе сбоку—сзади осуществляет садку.

Сексуальное поведение самки заключается в демонстрации «призывной позы» («soliciting» posture) (рис. 46). Она является

как позой, стимулирующей самца к копуляции, так и позой подставления во время копуляции. Такое поведение характерно

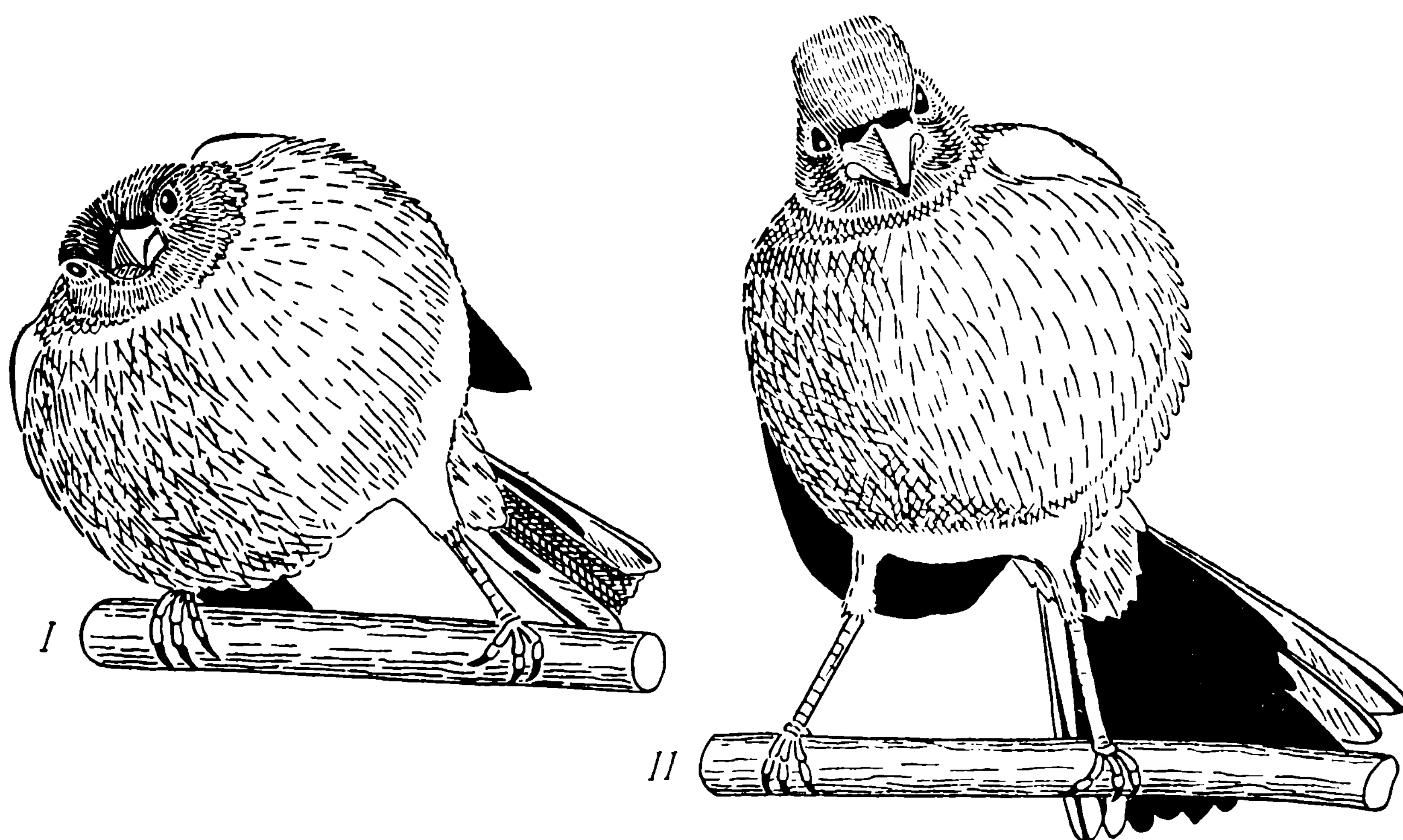


Рис. 45. Сексуальные демонстрации самцов.

I — «косая» поза. Перья головы прижаты, голова втянута, белые пятна на плечах открыты, ноги согнуты, туловище в горизонтальном положении, крылья слегка распущены, тело, покачивается из стороны в сторону, хвост подгибается вниз. *II* — «вертикальная» поза. Белое пятно на плече открыто, перья на голове нахохлены, ноги выпрямлены, корпус вертикальный и наклонен вбок, крыло распущено. Хвост периодически приподнимается и круто опускается вниз, голова закидывается назад—в сторону.

Sexual display of males.

I — «the crouching lop-sided» posture; *II* — «upright lop—sided» posture.

в основном для поздних фаз предгнездового цикла — перед откладкой яиц и во время нее, что указывает на более пассивную роль самки по сравнению с самцом в сексуальных взаимоотношениях брачных партнеров.

5.3.5. ПОВЕДЕНИЕ КОРМЛЕНИЯ

Поведение кормления (ingestive behaviour) проявляется в основном в форме заботы о потомстве. Самки начинают кормить птенцов через 1.5—2 ч после их вылупления. Самцы приступают к кормлению позже, чаще всего на другой день (см. 10.2.6). Родитель с кормом обычно садится на край гнезда или на соседние с ним ветки. Последнее чаще всего наблюдается, когда птенцы достигают 7—8-суточного возраста и при выпрашивании корма сильно высовываются из гнезда. При приближении к гнезду или слетку птица с кормом прижимает перья всего туловища, иногда даже демонстрируя белые плечевые пятна (рис. 47, 48). Такие действия имеют место при приготовлении к полету и ориентировочной реакции

(Marler, 1956a) и указывают на некоторые признаки испуга у родителя, что, видимо, связано с нарушением его индивидуальной дистанции.

Обычно птенцов в гнезде и в первые дни после вылета кормят оба родителя. Способность поить птенцов не была нами отмечена. Когда слетки приобретают бо́льшую самостоятельность, выводок часто разбивается и каждый родитель водит часть его (Ильина, 1976).

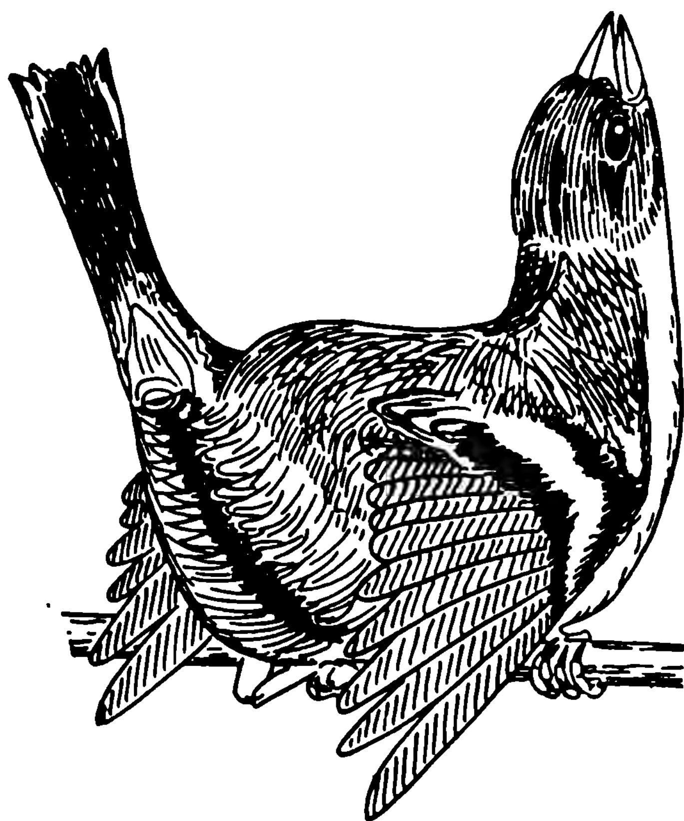


Рис. 46. «Приглашающая» поза самки.

Лапы согнуты, оперение передней части тела прижато, задней — распушено, хвост круто поднят вверх, шея согнута, клюв поднят вверх, крылья опущены в стороны—вниз и трепещут.

«Soliciting» posture of female.

В двух парах мы отмечали кормление самцом самки. Каждый раз это происходило в ситуации, когда самец прилетал к гнезду с кормом для птенцов и заставал там обогревавшую их самку. Последняя при приближении самца принимала позу, для которой были характерны следующие элементы: сгибание и «утолщение» шеи (как перед клевком), поворот клюва в сторону самца, сильное прижимание перьев головы, пристальная фиксация самца взглядом, что сильно отличалось от выпрашивающей позы птенцов и указывало на агрессивные намерения. Приблизившийся самец проявлял признаки испуга: прижимал перья туловища, вытягивал шею, принимал латеральный разворот и перемещался по ближайшим веткам к гнезду и обратно. Если самка не слетала или не приподнималась так, чтобы самец мог отдать корм птенцам, он кормил самку. На наш взгляд, поведение самца в описанных ситуациях носило характер «умиротворения» (так, как это имело место при агонистической мотивации самки и сложной мотивации самца: а) кормить птенцов, б) не приближаться к сидящей на гнезде самке).

Ритуальное кормление взрослых птиц друг другом, часто встречающееся у некоторых других видов сем. Fringillidae, у взрослых зябликов полностью отсутствует, однако мы неоднократно наблюдали как 15—20-суточные птенцы, содержащиеся в неволе, кормили друг друга.

5.3.6. ПОВЕДЕНИЕ УДАЛЕНИЯ ЭКСКРЕМЕНТОВ

Поведение удаления экскрементов (eliminative behaviour), как и предыдущая форма поведения, наблюдается во взаимоотношениях компаньона-родителя с компаньонами-детьми. Эта форма



Рис. 47. Самец зяблика, кормящий птенцов в гнезде.
Оперение плотно прижато, белое пятно на плече открыто, шея вытянута, тело напряжено.

Chaffinch male is feeding nestlings.



Рис. 48. Самка зяблика, кормящая птенцов в гнезде.
Chaffinch female is feeding nestlings.

присуща особям обоих полов. Родитель, скормив принесенную пищу, некоторое время продолжает сидеть у гнезда, ожидая капсулы. При этом он, как и во время кормления, находится в позе готовности. Экскременты птенцов в основном до 3-суточного возраста зяблики съедают, а экскременты птенцов старших возрастов чаще всего уносят из гнезда (табл. 27).

Таблица 27

Число удалений экскрементов самцом и самкой зяблика в течение суток [1]

No. of feaces eliminatings by chaffinch's male and female per day

Пол родителя	Форма удаления	Возраст птенцов, сут					
		1	3	5		9	11
Самец	Съедание .	1	1	—	—	—	—
	Унос от гнезда	1	2	7	6	7	7
Самка	Съедание . .	10	10	1	—	—	—
	Унос от гнезда	3	9	13	13	19	28

[1] Средние данные по 6 гнездам.

5.3.7. ЭПИМЕЛЕТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Эпимелетическое поведение (epimeletic behaviour) — поведение, связанное с заботой о партнере, выражено у зябликов очень слабо; обычно проявляется в отношениях с компаньонами-детьми. К нему относится главным образом терморегуляторное поведение самки: обогрев и затенение от солнца птенцов в гнезде, а кроме того, защита птенцов и отведение их от опасности. Наряду с агонистическими намерениями по отношению к врагу присутствуют альтруистические побуждения — спасти птенцов.

Взаимная чистка оперения (груминг), характерная для некоторых видов подсем. Fringillinae, у зябликов отсутствует.

5.3.8. ЭТ-ЭПИМЕЛЕТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Эт-эпимелетическое поведение (et-epimeletic behaviour) — поведение, способствующее проявлению эпимелетического поведения партнера. Выражено очень слабо. Его элементы свойственны главным образом птенцам и проявляются в виде действий, снимающих агрессивные намерения компаньона. Выражаются в основном в принятии поз, противоположных по своему проявлению позам при агонистическом поведении. Если для последних характерны плотное прижимание перьев (в первую очередь головы), нацеливание клюва в сторону противника и т. д. (см. 5.3.3), то для поз,

снимающих агрессивные намерения, свойственны сгибание лап, взъерошивание оперения (этому способствует рыхлость последнего у птенцов) (рис. 49).

При выпрашивании корма молодые зяблики обычно интенсивно раскачиваются из стороны в сторону. По-видимому, это действие



Рис. 49. Слеток зяблика, выпрашивающий корм.

Оперение сильно взъерошено, лапы согнуты, голова прижата к туловищу, клюв нацелен вперед—вверх. Поза сопровождается интенсивным раскачиванием из стороны в сторону.

The begging behaviour of fledgeling.

не только служит для стимуляции родителей к кормлению, но и является антиподом агрессивной демонстрации клюва, при которой голова атакующей птицы движется по направлению к компаньону. Все это способствует снятию агрессии родителей при приближении к птенцам.

Возможно, что «взъерошенная» поза, принимаемая подчиненной особью для умиротворения агрессора-доминанта, также относится к эт-эпимелетическому поведению.

5.3.9. АЛЛЕЛОМИМЕТИЧЕСКОЕ, ИЛИ ПОДРАЖАТЕЛЬНОЕ, ПОВЕДЕНИЕ

Аллеломиметическое, или подражательное поведение (allelomimetic behaviour) — довольно хорошо выражено у зябликов. Встречается в основном в наиболее примитивной форме: подражатель-

ные действия птиц одной стаи или какой-нибудь другой группировки выражаются в следовании одних особей за другими, в воспроизведении действий, связанных с кормлением, и т. п. Этот вид поведения способствует формированию и поддержанию целостности стаи. В периоды весенней и осенней миграций, а также зимой он приобретает у зябликов огромные масштабы. На основе подражательного поведения возникает явление увлекаемости отдельных особей потоком мигрантов. Жирные птицы, обладающие большими энергетическими запасами, начинают миграционный бросок. К летящим стаям присоединяются менее жирные птицы, которые сами по себе не начали бы миграцию. Возросший поток увлекает еще менее жирных птиц. Так как энергетические возможности тощих птиц ограничены, они, пролетев некоторое расстояние, постепенно оседают; поток рассасывается, его увлекающая сила угасает. В такой ситуации даже не растратившие своих резервов жирные птицы, подражая поведению основной массы, спускаются на землю и держатся среди кормящихся тощих особей. Таким образом, синхронизируются действия отдельных особей в миграционных волнах и создаются мощные мигрирующие стаи (Блюменталь, Дольник, 1963; Дольник, 1967б).

Особи в стае имеют ряд преимуществ перед одиночными: а) при защите от хищников, б) во время питания зерновыми кормами, в) при ориентации во время миграции, так как интеграция поведения индивидуумов, их навыков предотвращает проявление ошибок каждой особи в отдельности. Все это указывает на большую роль подражательного поведения у зябликов.

При образовании группировок (за исключением семейной группы) зяблики реагируют на внешний облик любой особи своего вида, а не на какую-то конкретную знакомую особь. В то время как у некоторых вьюрковых, например чижей, дубоносов, при летних перемещениях (после успешного гнездования или после неудачной попытки загнездиться) самцы и самки нередко держатся парами, у зябликов брачные партнеры после окончания размножения не контактируют друг с другом, вполне оправдывая свое название «*Fringilla coelebs*» — «зяблик холостой».

Стаи мигрирующих зябликов непостоянны. Об этом свидетельствуют повторные поимки и возвраты колец с убитых особей, окольцованных в составе какой-либо одной стаи. Практически все эти возвраты показывают, что особи, окольцованные во время пролета на Куршской косе (левая часть приведенного ниже перечня), в дальнейшем были обнаружены на трассе пролета приблизительно в одно время в разных точках (правая часть перечня):

X 803074, ♂. 30.9.58—7.11.58: 43°41′*N*, 2°50′*E*.
X 803313, ♂. 30.9.58—2.11.58: 51°00′*N*, 3°29′*E*.
X 804204, ♂. 1.10.58—18.11.58: 43°53′*N*, 1°25′*E*.
X 804837, ♂. 1.10.58—14.11.58: 50°58′*N*, 3°01′*E*.
X 805063, ♀. 1.10.58—21.11.58: 49°32′*N*, 8°21′*E*.

F 582822, ♂. 11.10.60— 9.11.60: 51°20′*N*, 4°55′*E*.
F 583168, ♂. 11.10.60— 6.11.60: 51°17′*N*, 4°30′*E*.
S 028795, ♀. 3.10.62—28.10.62: 39°41′*N*, 0°15′*E*.
S 029174, ♂. 3.10.62—28.10.62: 50°31′*N*, 3°22′*E*.
S 091774, ♀. 5.10.63— 2.11.63: 50°42′*N*, 5°09′*E*.
S 091780, ♂. 5.10.63— 4.11.63: 50°45′*N*, 5°05′*E*.
S 106078, ♀ 9.10.63— 2.11.63: 50°38′*N*, 5°38′*E*.
S 106886, ♂. 9.10.63— 2.11.63: 50°53′*N*, 3°21′*E*.
S 110251, ♀. 9.10.63— 2.11.63: 50°34′*N*, 5°42′*E*.

Подражание по типу «актер—зритель», возможно, имеет место при совершенствовании сбора корма, но, по всей видимости, весьма незначительное, так как молодые зяблики, выкормленные в изоляции от взрослых, умерщвляли и обрабатывали животный корм, пользуясь теми же приемами, что и взрослые зяблики.

5.3.10. ВЫВОДЫ

При анализе приведенных форм социального поведения зяблика *Fringilla c. coelebs* отмечены следующие особенности.

1. Элементы агонистического поведения присутствуют практически во всех взаимоотношениях, вызванных другими формами поведения. Видимо, это обусловлено тем, что практически все эти формы связаны с физическим сближением особей, что приводит к нарушению индивидуальной дистанции.

2. Поведение, при котором происходит телесный контакт с компаньоном, сведено до минимума. Оно встречается, как правило, только в предгнездовой (спаривание) и гнездовой (обогревание и кормление птенцов) периоды.

3. Дружелюбные формы поведения (кормление и удаление экскрементов, эпимелетическое и эт-эпимелетическое поведение) встречаются практически только в сезон размножения во взаимоотношениях птенцов с родителями, а в качестве исключения — во взаимоотношениях брачных партнеров и птенцов друг с другом и с посторонними взрослыми особями.

4. Зяблик — это вид, которому свойственно сезонное чередование стайного и одиночно-семейного (без признаков колониальности) образов жизни. В основе этого чередования лежит изменение пространственных взаимоотношений. В период стайного образа жизни пространственное размещение определяется соотношением контактного и агонистического поведения, причем последнее проявляется в примитивном виде — при поддержании индивидуальной дистанции. Стаи зябликов не имеют четкой структурной организации, а носят характер скоплений, существующих в значительной степени благодаря массовому проявлению подражательного поведения. В период одиночно-семейного образа жизни имеют место более специализированные агонистические отношения, связанные с охраной гнездового участка самцом и самкой, при охране самцом своей самки и т. п. Наряду с понижением порога

агрессивности отмечается упорядочение агрессивных контактов путем возникновения доминантно-субординантных взаимоотношений, при которых вероятность доминирования особи постепенно уменьшается по мере удаления от своего гнездового участка. Так выглядит связь этологической и пространственной структур популяции зяблика.

5. При сравнении с описанием поведения оседлого подвида зяблика *F. c. gengleri* мы не обнаружили разницы в качественной характеристике наиболее часто повторяющихся поз и действий. Отмечена лишь бóльшая величина индивидуальной дистанции у *F. c. coelebs* в зимний период, что указывает на его меньшую агрессивность.

Глава 6

ЛИНЬКА ЗЯБЛИКОВ КУРШСКОЙ КОСЫ

MOULT IN THE CHAFFINCHES AT THE KURISCHE NEHRUNG

ABSTRACT

1. The adult chaffinch at the Kurische Nehrung replaces all feathers only after finishing of its individual breeding season. The postnuptial moult starts during period of 1 July—5 August (mean date is 10 July) in relation to time breeding seasons, and terminates in all birds more simultaneously by 1 October. Moult of non-breeding birds starts two weeks earlier. Mean duration of wing-feather's moult in population is 77 days. Body-feathers are replaced during 100 days in birds bred early and 80 days in birds bred last. In some experimental conditions the chaffinch can reduce duration of moult up to 45 days. The adult chaffinches produce 1.4 g of feathers during the moult.

2. The young birds start moulting at the age of 22 to 45 days. The young which are raised late in the season start moulting at earlier age and moult more rapidly than ones raised early. Individual variations are reduced progressively with advance of the moult. The postjuvenile moult includes all body-feathers besides some upper coverts of the wings. The young produce 0.8 g of feathers during moult. The moult of young birds terminates outside of their breethe ding range by 1 October.

3. The start of moult is accompanied by increasing of water content in the body, proteins catabolism and food intake and decreasing of lipids and proteins contents in the body. These processes continued during the first part of the moult up to late August.

4. Net energy cost of feather-formation is 140 kcal for complete feather replacement. Total energy costs of moult (including cost of extra energy loss for thermoregulation) are 240 kcal for postnuptial moult and 147 kcal for the postjuvenile one.

На зяблике было показано (Дольник, 1966б, 1967а, 1967в; Гаврилов, Дольник, 1974), что линька — это не только смена оперения, но и процесс обновления белковых структур всего организма.

Как все Fringillidae, зяблик имеет одну смену оперения в год — в июле—сентябре. Птицы популяции Куршской косы завершают линьку, покинув места гнездования, на начальном этапе мигра-

ционных перемещений. Поэтому ход второй половины линьки мы могли изучать только на отдельных окольцованных особях, задержавшихся на косе, и на помещенных в вольеры местных птицах.

6.1. ФОРМИРОВАНИЕ ЮВЕНИЛЬНОГО ОПЕРЕНИЯ

Пуховой наряд зяблика формируется на последних стадиях развития эмбриона. Он образован пушинками серого цвета, расположенными на следующих пуховых птерилиях: глазных, надглазничных, затылочных, плечевых, локтевых, спинной, бедренных, голенных и брюшных (Мальчевский, 1959). Пуховые птерилии по расположению совпадают с перьевыми.

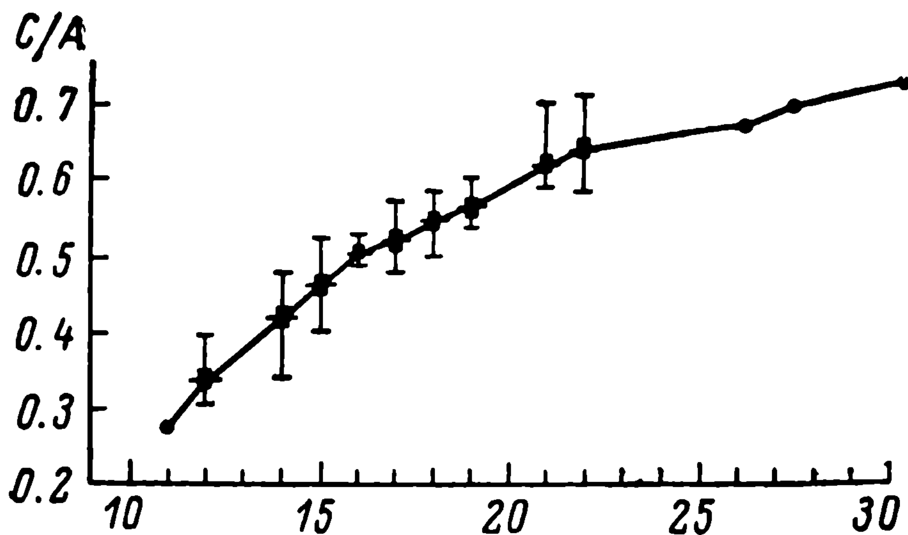


Рис. 50. Отношение длины хвоста к длине крыла (*C/A*; *по оси ординат*) в зависимости от возраста (сут; *по оси абсцисс*) у молодых выращенных вручную зябликов.

Горизонтальные черточки — среднее; *черные прямоугольники* — *S.E.*; *вертикальные линии* — эмпирические пределы вариации.

Growth of tail in young hand-reared chaffinches.

C/A — tail lenght to wing lenght ratio. Mean, *S.E.* and limits of empirical variations are shown by *horizontal bars*, *black poligon* and *vertical line* respectively. *Abscissa* — age, days.

Ювенильный наряд формируется частично в гнезде, а частично после вылета. На крыловых птерилиях темные точки просвечивающих пеньков будущих маховых перьев и их кроющих появляются на 2—3-и сут постнатального развития птенца, а на 3—4-е сут — трубочки на большинстве птерилий. На 5—6-е сут они начинают раскрываться. К этому времени появляются трубочки рулевых. У 7-дневных птенцов к моменту начала разворачивания трубочек маховых и их кроющих многие перья на брюхе, груди, боках, спине, плечах и шее образуют за счет развернувшихся опахал теплоизолирующее покрытие, но аптерии еще не прикрыты. Открытые аптерии могут использоваться для увеличения теплоотдачи при нарушении теплового баланса выводка, что предотвращает перегрев птенцов. Это обеспечивается поведением птенцов, которые пе̂редвигаются в гнезде, машут крыльями, вылезают из-под насиживающей самки, свешивают головы за край гнезда. Ко времени вылета птенцов из гнезда все аптерии закрыты развившимися опахалами перьев, хотя многие перья еще не достигли окончательных размеров, многие в чехликах. На голове сохраняются пушинки.

После вылета у слетков продолжают дорастать маховые и рулевые перья, большие, средние и нижние кроющие перья перво-

степенных и второстепенных маховых, часть верхних и нижних мелких кроющих перьев крыла и хвоста. В это время возраст слетка может быть установлен по отношению длины хвоста к длине крыла (рис. 50). Маховые и рулевые перья достигают полного развития к возрасту 30 сут.

В период между вылетом из гнезда и началом постювенильной линьки происходит образование второй порции перьев ювенильного наряда. В результате площадь брюшной, боковой и спинной аптерий сокращается, а теплоизоляция увеличивается. По данным повторных отловов, от вылета из гнезда до начала постювенильной линьки проходит от 32 до 12 сут (Блюменталь, 1971). В северных частях ареала (Карелия и Ленинградская обл.) дорастание перьев совмещается с началом постювенильной линьки (Блюменталь, Зимин, 1966; Носков, 1975).

6.2. ПОСТЮВЕНИЛЬНАЯ ЛИНЬКА

Постювенильная линька начинается в возрасте от 25 до 45 сут через неделю после окончания роста гнездового оперения (Блюменталь, 1965а). Возраст, в котором начинается линька, меньше у зябликов из поздних выводков по сравнению с ранними (Блюменталь, 1971; рис. 51). Поэтому при вариации даты вылета в 50 сут

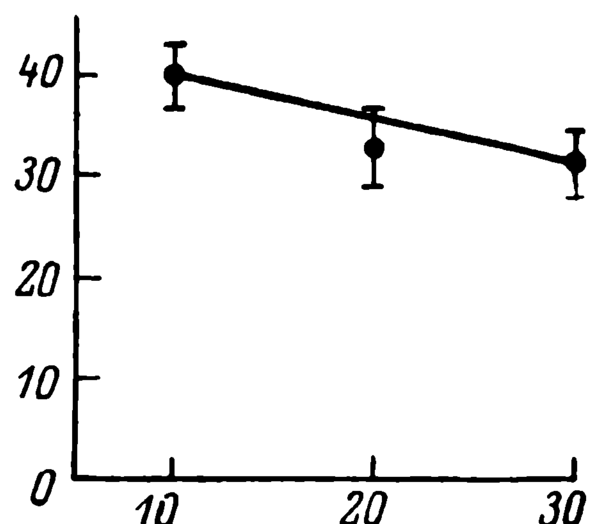


Рис. 51. Продолжительность периода между вылетом из гнезда и началом линьки (сут; *по оси ординат*) у молодых зябликов в зависимости от времени вылета (по: Блюменталь, 1971).

По оси абсцисс — сроки

Decrease of period from fledgling to the beginning of moult (days; *ordinate*) with the advance of the season (after: Блюменталь, 1971).

Abscissa — date of fledgling.

дата начала линьки тех же окольцованных птиц варьирует на 45 сут. Линька охватывает все оперение за исключением маховых, рулевых и некоторых кроющих крыла (1—3-го больших верхних кроющих второстепенных маховых, иногда части верхних кроющих крыла). Это позволяет определять возраст птиц не только осенью, но и весной по цветовому контрасту между вылинявшими и невылинявшими перьями.

У зябликов Куршской косы объем постювенильной линьки всегда одинаков, независимо от сроков начала линьки. Общая масса сменяемого оперения 0.8 г. В других популяциях при ускорении линьки ее объем может изменяться (Носков, 1975).

Одновременно с линькой перьев происходит смена кожного покрова.

Темп линьки тем выше, чем позднее начал линять зяблик. Вариация сроков средней части линьки (когда сменяются перья головы) составляет 30 сут, а окончания линьки — 25 сут (Блюменталь, 1971). Таким образом, индивидуальные различия, вызванные разными сроками вылета, сокращаются в течение линьки в два раза.

Схема постювенильной линьки в виде одиннадцати стадий представлена в табл. 28.

Таблица 28

Стадии линьки перьев тела у молодых зябликов (по: Дольник, Гаврилов, 1974)

Stages of moult body feathers in young chaffinches

Стадии	Гол	Спина	Брюхо	Кроющие	
				крыла	хвоста
1	5 с	**1 т** 1 к	**1 т** 1 к	5 с	5 с
2	5 с	**2 к**	2 к	**1 т** 1 к	**1 т** 1 к
3	**1 т**	1 т 2 к	1 т 2 к	2 к	2 к
4	**1 т**	2 к	2 к	2 к	2 к
5	1 т **1 к**	2 к	2 к	1 т 1 к	1 к
6	2 т 1 к	**2 т** 2 к	**1 т** 2 к	1 т	**1 т** 1 к
7	1 т 2 к	**1 т** 2 к	**1 т** 2 к	1 т 2 к	**2 к**
8	2 т 2 к	2 к	2 к	2 к	**2 к**
9	3 к	2 к	2 к	1 к	**1 к**
10	2 к	**1 к**	**1 к**	5 н	1 к
11	5 н	5 н	5 н	5 н	**5 н**

Примечание. с — старое перо; т — трубочка; к — кисточка; н — новое перо. Числа перед буквами — номера баллов: 1 — мало (до 1/4 перьев в данной фазе); 2 — средне (до 1/2 перьев в данной фазе); 3 — много (более 1/2 перьев в данной фазе); 5 — все оперение. Полужирным шрифтом выделены важные для определения стадии состояния оперения.

Дата окончания постювенильной линьки у зябликов популяции Куршской косы варьирует незначительно, в пределах последних дней сентября. К этому же сроку завершается послебрачная линька.

Вариации сроков начала постювенильной линьки в одном выводке ($n=16$) не обнаружены. У птиц из разных выводков с близкими датами вылупления вариация возраста, в котором начинается линька, составляет ± 10 сут (видимо, внешними факторами она не контролируется). Вариации же сроков и темпов постювенильной линьки у птиц разных дат вылупления имеют явно адаптивный характер. Чем позднее появился на свет зяблик, тем в более раннем возрасте он начинает линять и тем быстрее завершает линьку. В результате окончание линьки в популяции варьирует незначительно. Перед миграцией происходит синхронизация сроков годовых циклов в популяции.

Поскольку более быстрая линька птенцов из поздних выводков обнаруживается и у птенцов, выкормленных вручную на одинаковой диете (Шумаков и др., 1972), то причина ускорения линьки состоит не в изменении пищевых условий в течение лета, а в действии иных факторов (предположительно, фотопериода).

Таблица 29

Продолжительность линьки молодых зябликов по данным повторных отловов (по: Блюменталь, 1971), сут

Duration of moult in young chaffinches according to recoveries, days

Стадии линьки при кольцевании	Стадии линьки при повторном отлове			
	до линьки	начало	середина	конец
До линьки	$\frac{12.5}{5-24}$ (24)	$\frac{13.1}{3-35}$ (41)	$\frac{31.6}{13-44}$ (24)	$\frac{47.8}{26-70}$ (28)
1—4 (начало)	—	$\frac{8.1}{4-18}$ (16)	$\frac{14.9}{6-37}$ (26)	$\frac{33.8}{19-69}$ (23)
5—8 (середина)	—	—	$\frac{17.5}{8-28}$ (4)	$\frac{23.7}{8-38}$ (15)
9—11 (конец)	—	—	—	$\frac{11.4}{5-33}$ (10)

Примечание. В числителе — средние значения продолжительности линь знаменателе — крайние значения, в скобках — число отловленных птиц.

В 1971 г. птенцов из выводков с разными датами вылупления выкармливали вручную начиная с возраста 6 сут при постоянных искусственных фотопериодах 18С 6Т и 14С 10Т. В этих условиях, как видно из табл. 30, во-первых, короткий фотопериод ускорял линьку, а во-вторых, реакция на фотопериод зависела от сроков вылупления. При одинаковых фотопериодах птенцы из поздних выводков начинали линьку раньше и линяли быстрее, чем из ранних. Это определенно свидетельствует о том, что постювенильную линьку у зябликов контролируют два механизма: первый — ускоренная программа линьки у поздновылупившихся птиц, второй — ускорение линьки укорачивающимися фотопериодами второй половины лета.

Сформировавшийся после ювенильной линьки первый годовой наряд сохраняется у зябликов до окончания первого размножения. За это время новые перья появляются лишь на месте случайно утерянных. Постепенно происходит обнашивание оперения. В первую очередь уже к концу осени рассучиваются концы рулевых, затем начинают исчезать бурые окаймления контурных перьев. За счет последнего к весне образуется брачный наряд самцов. У самок

Таблица 30

Влияние даты вылупления и фотопериода на постювенильную линьку зяблика

The influence of hatching date and photoperiods on postjuvenile moult

Фотопериод	n	Дата			Возраст, сут		Продолжительность линьки, сут
		вылупления	начала линьки (месяц, день и *S.E.*)	окончания линьки (месяц, день и *S.E.*)	в начале линьки	в конце линьки	
14C : 10T	8	4 VI	VII, 5±.2.0	X, 29±1.4	31±2.0	127±1.4	96±1.7
14C : 10T	10	29 VI	VII, 24±2.0	X, 14±1,4	25±2.0	107±1.4	82±1.7
14C : 10T	6	26 VII	VIII, 14±2.4	IX, 27±1.5	19±2.4	63±1.5	44±2.0
18C : 6T	9	4 VI	VIII, 1±4.2	XII, 11±5.2	57±4.2	190±5.2	133±4.7
18C : 6T	12	29 VII	VIII, 23±4.0	XII, 1±6.4	55±4.0	155±6.4	100±5.2
18C : 6T	5	26 VI	IX, 3±3.9	XI, 12±5.8	39±3.9	119±5.8	80±4.9

обнашивание оперения менее заметно и проявляется лишь в общем посветлении окраски и в рассучивании кончиков перьев.

6.3. ПОСЛЕБРАЧНАЯ ЛИНЬКА

После первого и последующих гнездовых периодов зяблики начинают полную послебрачную линьку. У птиц Куршской косы всегда сменяется все оперение (общая масса 1.4 г). Взрослые птицы приступают к линьке с 1 июля по 5 августа (Дольник, 1976б), средняя дата — 10 июля (Дольник, Гаврилов, 1974). Самцы и самки имеют одинаковые сроки линьки. Неразмножающиеся свободноживущие птицы начинают линять на две недели раньше, чем размножающиеся. У последних на Куршской косе не обнаружено совмещения линьки с гнездованием. В других популяциях, например в Карелии, это наблюдается (Блюменталь, Зимин, 1966).

Выпадение перьев заканчивается к 10 сентября, а регенерация оперения — к 1 октября. Смена маховых завершается к 25 сентября. В табл. 31 показан порядок смены маховых, на основании которого выделено 11 стадий линьки. Рис. 52 иллюстрирует расположение этих стадий по датам. Средняя продолжительность линьки маховых перьев 77 сут. Сопоставление табл. 31 и 28 позволяет соотнести линьку маховых с линькой остального оперения.

Контурное оперение линяет в течение 100 сут у рано приступивших к линьке птиц и 80 сут у поздволиняющих. В экспериментальных условиях линька может быть ускорена до 45 сут (Дольник,

Таблица 31

Последовательность смены маховых перьев у зябликов (по: Блюменталь, Дольник, 1966; Дольник, 1975)

The sequence of moult primaries and secondaries wing-feathers

Стадия	Первостепенные маховые										Второстепенные маховые								
	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1		3	4	5	6	7	8	9
1	с	с	с	с	с	с	с	с	с	**т**	**т**	с	с	с	с	с	с	с	с
2	с	с	с	с	с	с	с	с	**т**	к	к	с	с	с	с	с	с	с	т
3	с	с	с	с	с	с	с	**т**	к	к	к	с	с	с	с	с	с	с	к
4	с	с	с	с	с	с	**т**	к	к	н	н	с	с	с	с	с	с	**т**	н
5	с	с	с	с	с	**т**	к	к	к	н	н	с	с	с	с	с	**т**	к	н
6	с	с	с	с	**т**	к	к	к	н	н	н	**т**	с	с	с	с	к	н	н
7	с	с	с	**т**	к	к	н	н	н	н	н	к	**т**	с	с	с	к	н	н
8	с	с	**т**	к	к	н	н	н	н	н	н	к	к	т	с	т	н	н	н
9	с	**т**	к	н	н	н	н	н	н	н	н	н	к	к	т	к	н	н	н
10	**т**	к	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	к	к	н	н	н
11	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н	н

Примечание. с — старое перо; т — трубочка; к — кисточка; н — новое перо. Полужирным шрифтом выделены наиболее важные для определения стадии перья.

Гаврилов, 1974). Максимальная интенсивность регенерации оперения, вычисленная полуколичественным методом (Дольник, Гаврилов, 1974), соответствует периоду от 5-й до 8-й стадий линьки маховых перьев и падает на период от 1 до 25 августа (рис. 54, *1*). Смена оперения тела происходит в два приема: первая порция перьев начинает заменяться в начале линьки и до окончания их роста остальная часть оперения не меняется. Пауза приходится на время интенсивной линьки маховых. Оперение головы начинает меняться одновременно со второй порцией перьев.

Вариации линьки. У зябликов Куршской косы сроки окончания гнездования растянуты до 59 сут (см. 9.5). Вследствие этого в сезон размножения в популяции возникает десинхронизация индивидуальных годовых циклов и период линьки зяблики используют для их синхронизации. Происходит это за счет изменения продолжительности послебрачной линьки соответственно раннему или позднему окончанию гнездования особей (рис. 53).

Изучены факторы, влияющие на скорость линьки (Гаврилов, Дольник, 1974; Дольник, Гаврилов, 1974). При содержании в вольерах в условиях естественных фотопериода и температур зяблики заканчивают линьку одновременно со свободноживущими, но начинают ее раньше — в среднем 27 июня. Диапазон индивидуальной вариации сроков начала линьки в вольере — 1 мес (меньше, чем в природе). Срок начала линьки вольерных птиц совпадает со сроком начала ее у неразмножающихся свободноживущих особей.

Поэтому его можно считать естественным сроком начала линьки у птиц, не занятых размножением. В экспериментальных условиях, подменяя самцам и самкам птенцов, которых они выкармливали, более молодыми птенцами, удавалось продлить процесс выкармливания до 12 августа. Начало линьки у этих птиц смещалось до 15 августа. Этот опыт показывает, что у зябликов Куршской косы участие в размножении блокирует начало линьки и может сдвигать его на 50 сут.

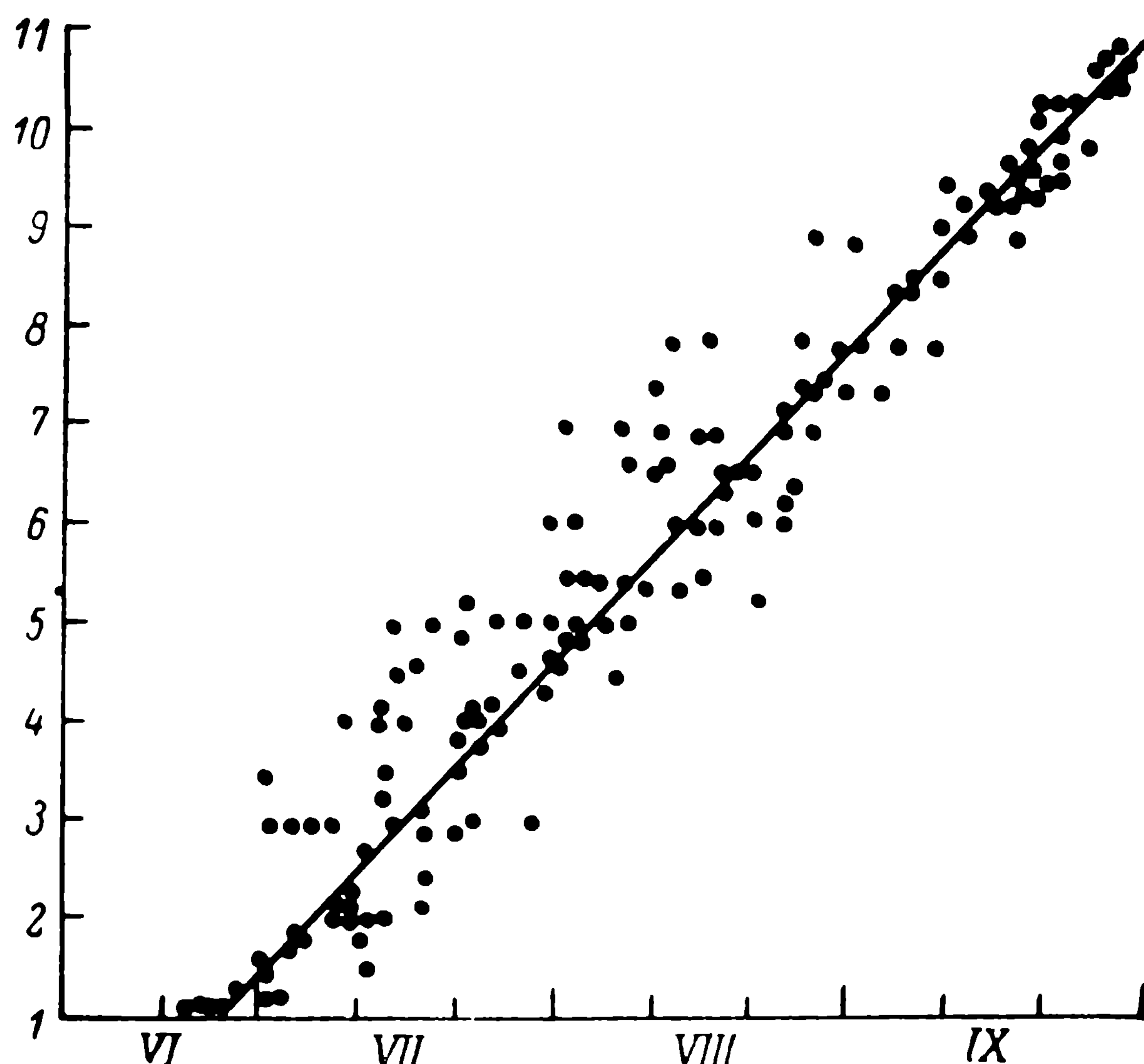


Рис. 52. Сроки (*по оси абсцисс*) и стадии линьки (*по оси ординат*) маховых перьев у 35 взрослых зябликов в вольере (по: Дольник, Гаврилов, 1974).

Dates (*abscissa*) and stages of moult (*ordinate*) of primaries-and secondaries wing feathers in 35 caged adult chaffinches (after: Дольник, Гаврилов, 1974).

Вольерные зяблики, содержавшиеся при разных температурах среды (7, 20, 26°), проявили реакцию линьки на температуру (Гаврилов, Дольник, 1974). Низкая температура увеличивает темп смены маховых на первых стадиях линьки и тормозит темп смены первой порции перьев тела. Высокая температура в начале линьки действовала противоположно. Таким образом, при высокой температуре перья сменялись так, что теплоизоляция оперения в начале линьки сильно понижалась, а при низкой температуре — повышалась.

Влияние сопутствующих линьке фотопериодов на темп линьки очень значительно (Гаврилов, Дольник, 1974). Чем короче фотопериод, тем быстрее протекают первые стадии линьки. Ускорение достигается одновременным вступлением в линьку большего числа перьев. Длинные фотопериоды не изменяют темп линьки

на первых стадиях по сравнению с естественным. Во второй половине линьки, напротив, короткие фотопериоды перестают влиять на темп линьки, а длинные его сокращают.

Этот механизм действует таким образом, что в естественных условиях поздно начавшие линять зяблики, попав под действие более коротких фотопериодов второй половины лета, ускоряют линьку и догоняют зябликов, начавших линять раньше. В конце линьки у обгоняющих птиц последние стадии линьки попадают под действие более длинных фотопериодов, чем у линяющих в нормальные сроки, и линька у них замедляется. В целом механизм позволяет синхронизировать окончание линьки в популяции, состоящей из птиц, начавших линять в разные сроки.

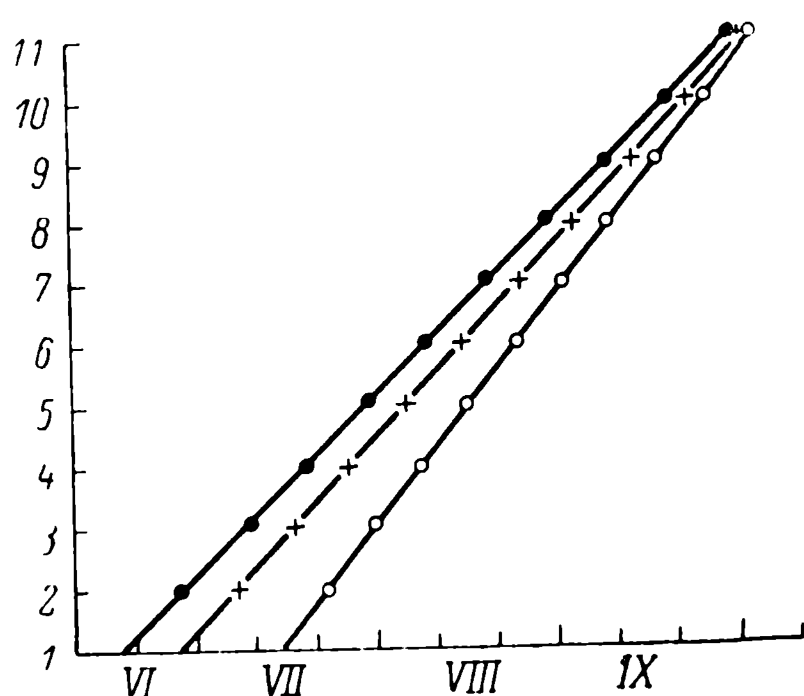


Рис. 53. Уменьшение продолжительности линьки взрослых зябликов в зависимости от времени ее начала.

Обозначение как на рис. 52.

Decrease of moult duration in adult chaffinches in relation to dates of moult beginning (*each line* represents one caged bird).

Symbols as in fig. 52.

На зябликах было установлено, что секреция тироксина усиливается перед началом линьки (Добрынина, 1974), а осеннее миграционное состояние контролируется пролактином и гормонами надпочечников (Дольник и др., 1974). Соответственно введение тироксина зябликам стимулирует увеличение темпа смены оперения, а введение пролактина и АКТГ тормозит ход линьки (Гаврилов, Дольник, 1974).

6.4. РЕГУЛЯЦИЯ ЦИКЛОВ ЛИНЬКИ

При содержании зябликов в условиях постоянных фоторитмов 12С 12Т и 20С 4Т послебрачная линька у них циклически повторяется с периодом около года (Дольник, 1974б). Это указывает на то, что в основе годовых циклов у зябликов лежит окологодовой эндогенный ритм.

В экспериментах со взрослыми зябликами, помещавшимися в разные фотопериодические условия в разные сезоны года, было выяснено, что эндогенный ритм синхронизируется с внешними условиями — астрономическим календарем, задаваемым длиной светового дня (Гаврилов, Дольник, 1974).

Система регуляции, согласно этим исследованиям, выглядит следующим образом. Естественный фотопериод достигает критического (активирующего настройку цикла) уровня — 10.4 ч света в сутки — в конце февраля. От этого момента зависит срок окон-

чания линьки. В среднем она заканчивается через 160 сут после начала фотостимуляции. Эта дата почти не зависит от того, какой будет величина фотопериода в течение последующих за фотостимуляцией дней и как он будет изменяться.

Срок начала линьки определяется также весенними фотопериодами, но эта дата зависит от длины фотопериода. Чем длиннее фотопериод, тем раньше начинается линька. Окончательная дата начала линьки устанавливается в среднем за 47 сут до ее начала, и в течение этих последних полутора месяцев (которые используются для размножения) длина фотоциклов почти не влияет на срок начала линьки. Продолжительность предыдущего, фоточувствительного, периода составляет 103 сут при 12С : 12Т и лишь 17 сут при 20С 4Т. Она может быть рассчитана по эмпирическому уравнению:

$$T \text{ (сут)} = 151.1 / (P - 10.4),$$

где P — длина светлой части суток. Линька начинается тем раньше, чем раньше фотопериод достигает критического уровня и чем длиннее он в течение периода T Эта система определяет начало линьки у неразмножающихся особей. Если зяблик принимает участие в размножении, линька у него начинается позднее, как было уже показано.

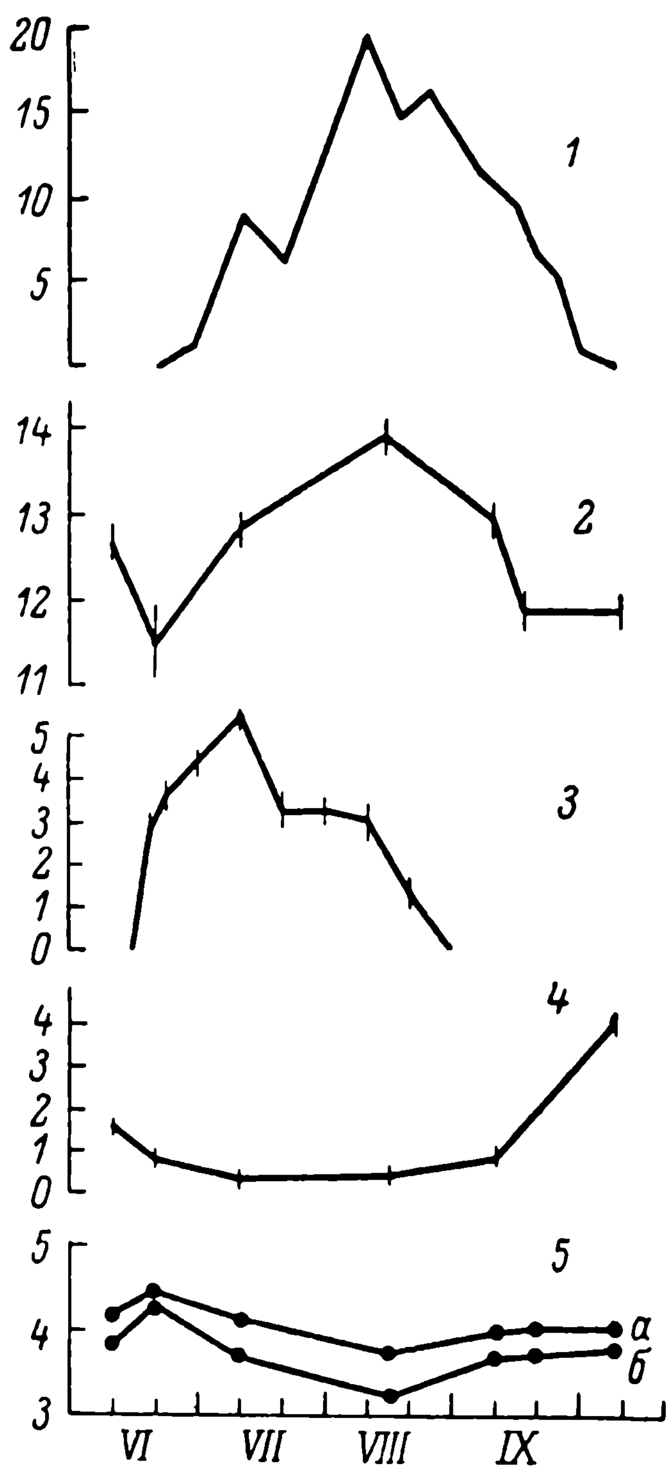


Рис. 54. Динамика некоторых показателей линного состояния взрослых зябликов.

По оси ординат: *1* — индекс регенерации оперения, *2* — масса воды в теле, г, *3* — продуктивная энергия линьки, ккал/птицу·сут, *4* — масса жира в теле, г, *5* — масса протеинов, г (*а* — ночью, *б* — днем).

Changes in some indexes of moult state in adult chaffinches.

Ordinate: *1* — index of plumage regeneration, *2* — body water, g, *3* — productive energy of moult, kcal/bird·day, *4* — mass of body fat, g, *5* — mass proteins in the evening (*a*) and in the morning (*б*), g.

6.5. МЕТАБОЛИЗМ ЛИНЯЮЩИХ ЗЯБЛИКОВ

Изменения энергетического метаболизма и обмена веществ во время линьки у зябликов подробно изучены (Гаврилов, Дольник, 1974). Суть сопровождающих линьку процессов состоит в следующем. В непосредственно предшествующий выпадению перьев период увеличивается потребление пищи и одновременно возрастает расход

энергии за счет увеличения базального метаболизма (рис. 54, *3*). Повышенный расход энергии сопровождает всю линьку, его максимум совпадает с максимумом регенерации оперения (рис. 54, *1*). Происходят большие изменения в составе тела. Содержание протеинов перед линькой увеличивается, в течение линьки снижается, а после линьки восстанавливается. Жировые резервы на время линьки редуцируются до минимального за год уровня. Содержание воды в тканях на все время линьки повышается, изменяясь строго параллельно интенсивности регенерации оперения (рис. 54, *2*).

Адаптивное значение этих процессов состоит в резком усилении катаболизма протеинов пищи (днем) и тела (ночью) и синтеза новых протеинов пера. Как показали Гаврилов и Дольник (1974), зяблики во время линьки потребляют избыточное количество пищи, для того чтобы усвоить из нее две незаменимых аминокислоты — цистин и цистеин. Их содержание в растительной пище в 5 раз ниже, чем в пере, а в животной — в 2.5 раза ниже. Чтобы получить необходимые для синтеза нового оперения при полной линьке 105 мг этих аминокислот, необходимо переработать (в сухой массе) 58.3 г растительной или 21.8 г животной пищи сверх обычного потребления (Kendeigh et al., 1977). Все остальные вещества этой пищи, содержащие энергию, зяблики вынуждены окислять. Это окисление и проявляется в увеличении базального метаболизма. Возникающее в результате дополнительное тепло обеспечивает повышенную теплоотдачу, вызванную ухудшением теплоизолирующих свойств оперения на время линьки.

6.6. ЛИНЬКА В ПОПУЛЯЦИИ ЗЯБЛИКОВ КУРШСКОЙ КОСЫ

Весь период линьки зябликов Куршской косы охватывает около 100 сут — от конца июня до октября. Долинивание происходит как у взрослых, так и у молодых птиц, во время предмиграционных перемещений.

Первыми вступают в линьку в конце июня неразмножавшиеся взрослые особи, затем — рано отгнездившиеся; остальные могут начинать линять позднее, вплоть до августа. Поэтому начало линьки в популяции растянуто. Птицы в первых стадиях линьки встречаются от конца июня до первой декады августа. Благодаря описанным выше синхронизирующим линьку процессам стадии линьки и у молодых, и у взрослых птиц к отлету на зимовки варьируют в меньшей степени, чем в начале линьки.

Среди отлавливаемых местных птиц (рис. 55) линяющие составляют 30% к началу июля, 80% — к началу августа и 100% лишь к 20 августа (Дольник, Блюменталь, 1967). Во время линьки узко-местные птицы откочевывают и вместо них появляются другие зяблики. Поскольку в период самой интенсивной линьки подвижность зябликов меняется и они попадаются в ловушку реже,

состояние линьки у всех отлавливаемых птиц отличается от хода ее у местных (рис. 55).

В начале июля на исследуемых территориях отмечается появление зябликов, еще не начавших линьку; среди всех пойманных

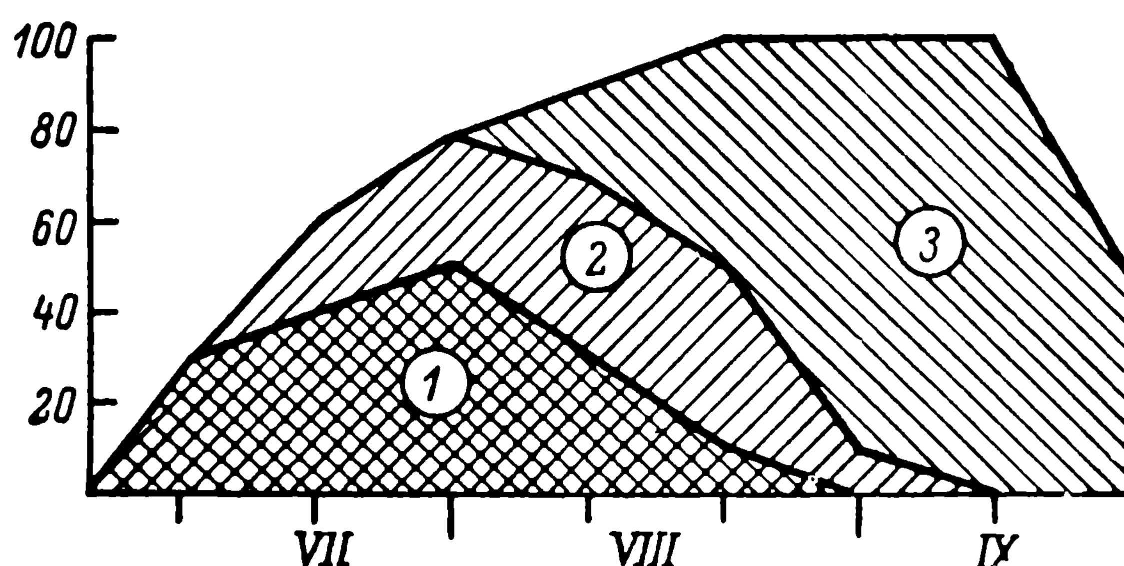


Рис. 55. Линька зябликов популяции Куршской косы.

По оси ординат: птицы, окольцованные в каждом из трех линных состояний (286 местных птиц), % (по: Дольник, Блюменталь, 1967). *1* — трубочки; *2* — трубочки и кисточки; *3* — большие кисточки.

The moult in the chaffinches of the Kurische Nehrung population.

Percentage of local banded birds in each of three moult states (286 birds; *ordinate*) (after: Дольник, Блюменталь, 1967). *1* — pins; *2* — pins and brushes; *3* — large brushes.

линяет лишь 20% зябликов, а среди местных — 30%. Другие прибывающие птицы, напротив, находятся на более продвинутых стадиях линьки, чем узко-местные. Поэтому в начале июля среди

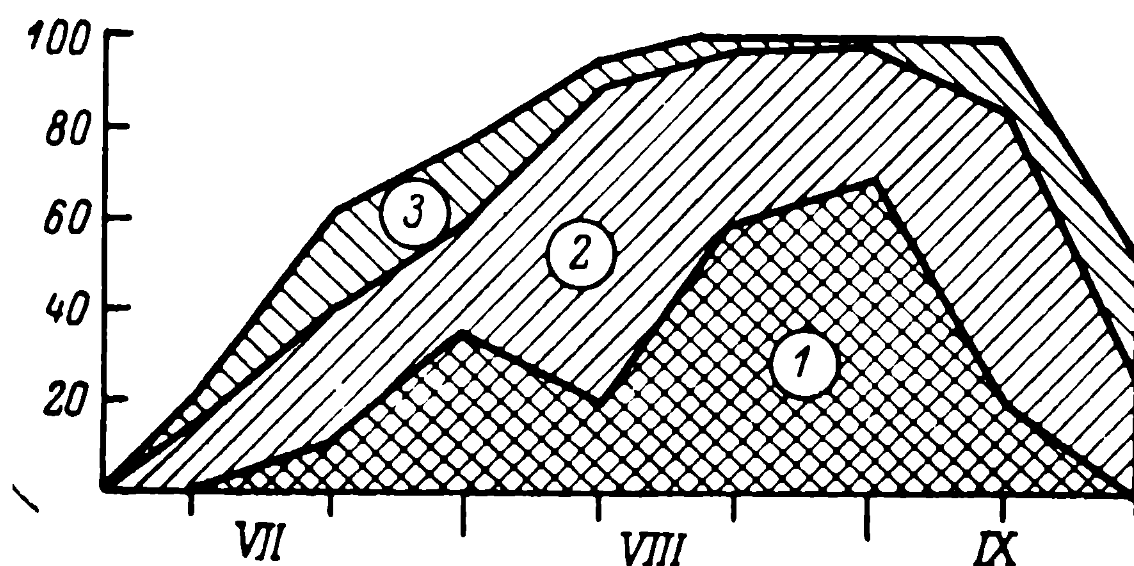


Рис. 56. Линька зябликов, пойманных на Куршской косе (6114 птиц) (по: Дольник, Блюменталь, 1967).

Обозначения как на рис. 55.

The moult in all chaffinches trapped at the Kurische Nehrung (6114 birds) (after: Дольник, Блюменталь, 1967).

Symbols as in fig.

отлавливаемых птиц встречаются особи не только с трубочками, но и с кисточками. В дальнейшем (вплоть до 20 сентября) 25—60% прибывающих птиц находятся на начальных стадиях линьки и 40—60% — на конечных (рис. 56).

Иными словами, проходящие через косу зяблики отличаются от узко-местных тем, что в июле — это преимущественно особи, обгоняющие по стадиям линьки местных, а в августе и сентябре — отстающие.

Заметим, что как эмиграция, так и иммиграция зябликов на исследуемых территориях в июле и августе визуально

не обнаруживаются. Они устанавливаются только в результате кольцевания местной популяции на гнездах и контрольных отловов. Если бы этот метод не применялся, как это принято в других исследованиях по линьке птиц, то отловленные в июле и августе птицы рассматривались бы как местные, а ход их линьки — как ход линьки местных птиц. При этом изменения стадий линьки образовывали бы неверную картину (рис. 57).

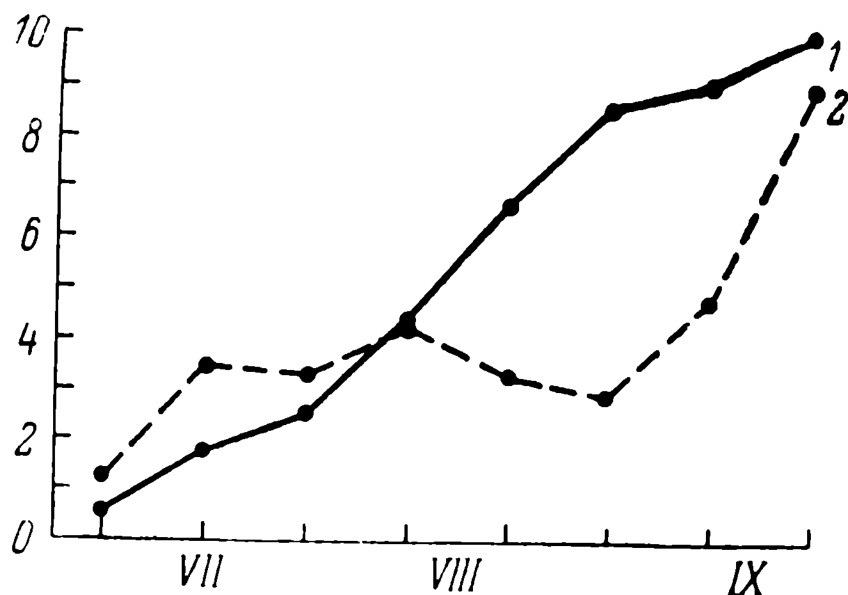


Рис. 57. Ход линьки у зябликов Куршской популяции (*1*; 286 птиц) и у всех зябликов, пойманных на Куршской косе (*2*; 6114 птиц).

Обозначения как на рис. 52.

Score of moult in the chaffinches of Kurische Nehrung's populations (*1*; 286 birds) and in all trapped chaffinches (*2*; 6114 birds).

Symbols as in fig. 52.

Изучение соотношения сроков гнездования и линьки у популяций зяблика на различных географических широтах показало, что на севере (Карелия) размножение заканчивается на 1—3 нед позднее, чем на Куршской косе, и многие взрослые птицы начало линьки совмещают с кормлением птенцов, а молодые — с окончанием роста ювенильного оперения. На Куршской косе эти процессы разобщены (Блюменталь, Зимин, 1966).

6.7. СОСТОЯНИЕ ОПЕРЕНИЯ ТРАНЗИТНЫХ ЗЯБЛИКОВ НА КУРШСКОЙ КОСЕ

15—18 сентября на Куршской косе начинается массовый пролет зябликов, принадлежащих иным территориям Прибалтики. Транзитные птицы отличаются хорошо выраженными жировыми резервами. Большинство из них летят полностью вылинявшими. У молодых птиц остаются невылинявшими некоторые верхние кроющие крыла. К 1 октября 20% взрослых птиц находятся в конечной стадии линьки — дорастают дистальные первостепенные и 5-е и 6-е второстепенные маховые (Блюменталь, 1971).

Исследование предмиграционного периода у зябликов на разных географических широтах (Блюменталь и др., 1963) выявило совмещение окончания линьки с началом миграции на севере. Накопление жировых резервов начинается уже на 5-й стадии линьки и к началу миграции еще не закончено. Следовательно, у разных популяций существует автономность годовых циклов линьки и миграции. Эти различия стабильны из года в год и, возможно, генетически фиксированы, так как проявляются у птенцов, взятых из разных мест и выращенных вместе на несвойственной их популяциям широте.

Глава 7

МИГРАЦИЯ ЗЯБЛИКОВ НА КУРШСКОЙ КОСЕ

MIGRATIONS OF CHAFFINCHES AT THE KURISCHE NEHRUNG

ABSTRACT

1. Chaffinch is the most abundant species, migrating through the Kurische Nehrung. Autumnal passage occurs from 15 September to 12 November, spring passage occurs from 20 March to 17 May. Time of various populations passage repeats annualy with 10 days variation.

2. Chaffinches of local Kurische population depart from breeding region before northern populations reach Kurische Nehrung. During the spring northern populations pass through Kurische Nehrung before mass arriving of native chaffinches. In the autumn juvenile chaffinches depart earlier, than adults. In spring adult chaffinches arrive in the average 5 days earlier than juveniles. Males arrive 10 days earlier than females.

3. The length of migratory route of various populations varies within 1650—2500 km. In females the migratory route is 178 km longer and the speed is 13 km/day higher than in males.

4. The chaffinch is a day-time migrant. It has a peak of maximum migratory activity during first 2—4 hours of the day and additional peak in evening. Some birds fly at night.

5. Kurische Nehrung population of chaffinches flies in autumn through Poland, GDR, BRD, Belgium, Netherlands and France to the wintering area in southwest France, Spain and Portugal. The same route northern populations pass later than Kurische Nehrung population. In spring the migratory route is more straight, the birds avoiding Belgium and Netherlands.

6. Migration of chaffinches has a wave-like pattern. The waves repeat in different years with deviations of 1.5—2 days and have mixed age, sex and population composition. Duration of the wave is 1—7 (in the average 2) days, a pause between two waves is 1—8 (in the average 3) days. The distance of nonstop migration (according to recoveres data) is 500—1400 km (in the average 200 km/day).

7. The chaffinch uses the sun compass for orientation of migratory flight.

8. Young chaffinch has innate migratory direction and fixed duration of migration. Adult chaffinch has an additional navigational capacity.

9. Development of vernal migratory state is induced by increasing vernal photoperiods. Autumnal migratory state is initiated by endogenous temporal programme. The programme is accelerated by the increasing vernal photo-

periods. Synchronization of individual programmes is carried out photoperiodically. During the migratory period behaviour is controlled by the level of fat reserves, changed levels of blood metabolites and hormones.

10. The energy requirement for migratory flight in the chaffinch is 3.87 kcal/hr. Energy requirement for the whole migration is 123 kcal. Average energy content in fat depo is 19.7 kcal, and the maximum one is 51.8 kcal.

7.1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Зяблик — наиболее многочисленный из мигрирующих через Куршскую косу видов. Видимая миграция осенью достигает сотен тысяч птиц в день. Это обусловлено конфигурацией Куршской косы и прилежащего побережья Балтики. Значительную часть пролетных зябликов составляют птицы, гнездящиеся в юго-восточной части Финляндии (рис. 58, *IV—VIII*). Этим же путем следуют птицы, населяющие Советскую Прибалтику. В дальнейшем изложении птицы, родившиеся на территории Куршской косы, называются зябликами куршской популяции или местными, зяблики из Финляндии — птицами финляндской популяции, а прибалтийскими зябликами именуются птицы из районов Советской Прибалтики. Приведенные здесь данные по миграции зябликов касаются только птиц, пролетающих весной или осенью над Куршской косой, и не распространяются на ту часть из них, которые летят иными путями.

Осенняя миграция зябликов на Куршской косе начинается в среднем 15 сентября и достигает максимума в конце сентября—начале октября. Пролет завершается к 10—12 ноября. Весенняя миграция на косе начинается 19—20 марта, достигая наибольшей интенсивности в апреле. Количество мигрирующих зябликов резко уменьшается к 11—17 мая (Люлеева, 1967).

Данные кольцевания пролетных зябликов показывают, что местные зяблики покидают косу раньше, чем над ее территорией начинается миграция более северных популяций (Паевский, 1971). Половина местных птиц покидает Куршскую косу к 5 августа; к 15 сентября 95% местных птиц покидают косу. Зяблики из Финляндии пролетают через Куршскую косу начиная с 20 сентября (рис. 58, *VIII—XI*). К этому времени первые местные птицы уже достигают Бельгии (рис. 59). Вплоть до зимовок куршские зяблики опережают финляндских. Весенний пролет проходит в обратной последовательности: более северные популяции мигрируют через Куршскую косу раньше южных (Паевский, 1967а, 1971).

Последовательность миграций возрастных и половых групп следующая: осенью в начале миграции и в конце ее преобладают молодые; доля самцов постепенно возрастает; весной самцы опережают самок на две недели; в пределах половой группы взрослые опережают молодых (Паевский и др., 1975; Паевский, 1977б).

У различных популяций, пролетающих через Куршскую косу, протяженность миграционной трассы варьирует от 1650 до 2500 км.

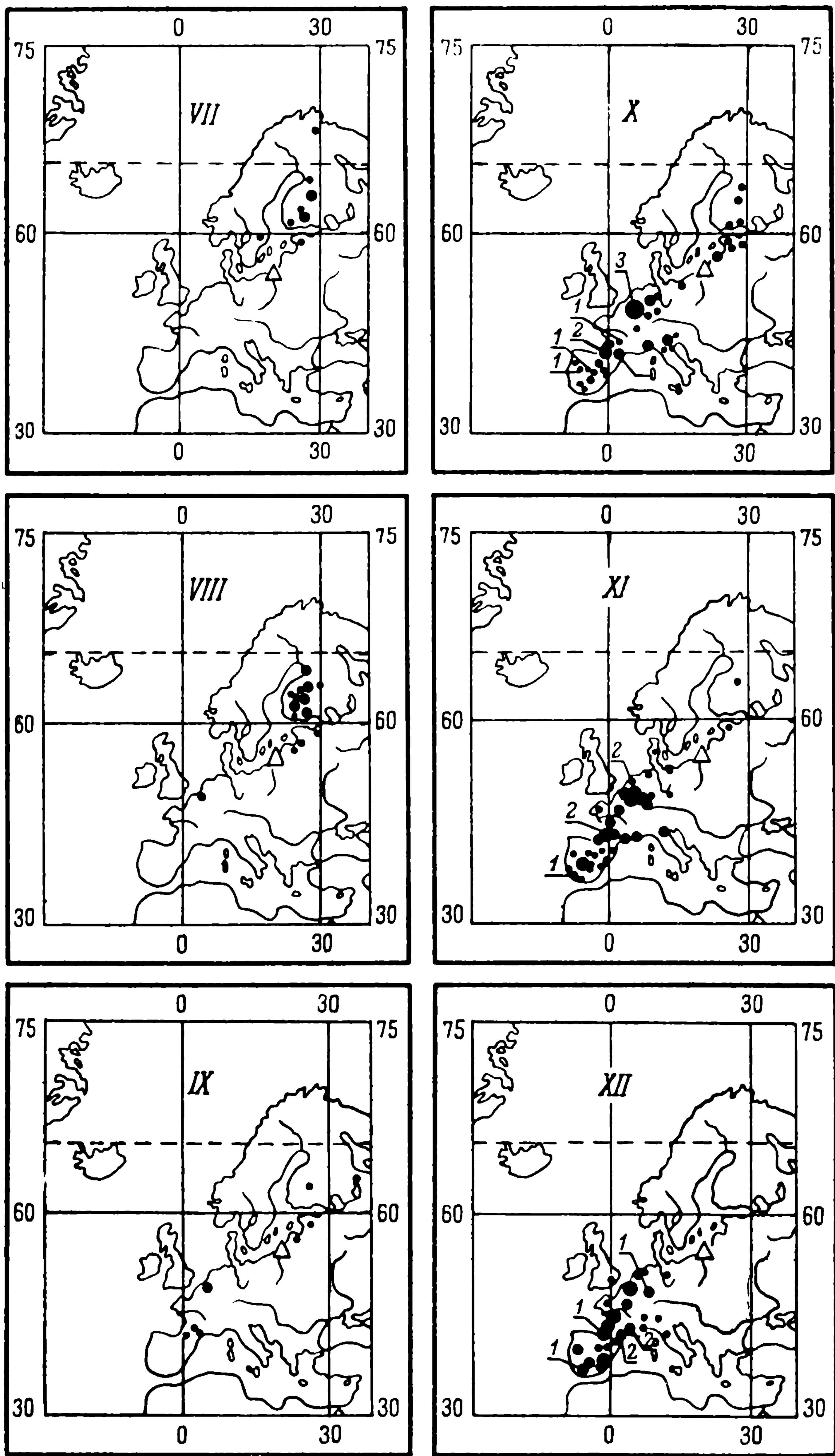
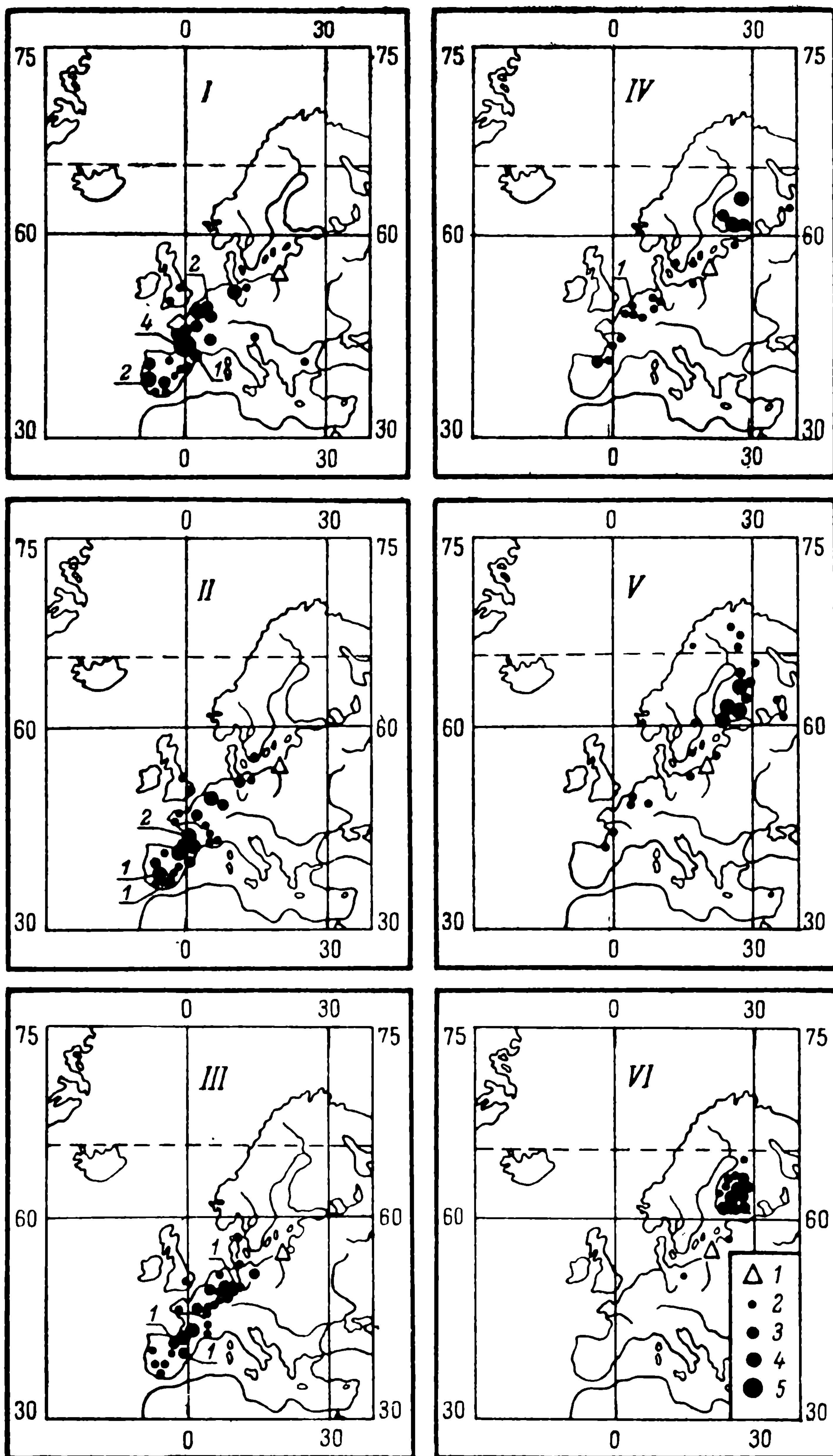


Рис. 58. Распределение по месяцам на местах гнездования, путях пролета и в районах зимовки зябликов Куршской косы и более северных популяций, окольцованных на Куршской косе.

1 — место кольцевания; *2* — число находок (1); *3* — то же (5); *4* — то же (10); *5* — то же (50). *Цифры с указателем* — число находок птиц куршской популяции. *Римские цифры* — месяцы.



Month distribution of recoveries in the chaffinches banded at the Kurische Nehrung.

1 — place of banding; *2* — number of recoveries (1); *3* — the same (5); *4* — the same (10); *5* — the same (50). *Figures with index* represents a number of recoveries of chaffinches from Kurische Nehrung population. *Roman numerals* — months.

Среднее расстояние до зимовок у куршских зябликов 1653 км. У зябликов, мигрирующих через Куршскую косу, протяженность миграционной трассы у самок достоверно выше, чем у самцов. Самцы (221) зимуют на расстоянии 380—2890 (в среднем 1564.0±±37.2) км от места кольцевания, самки (214) — на расстоянии 350—2900 (в среднем 1742.9±41.9) км (Паевский, 1971, 1972а).

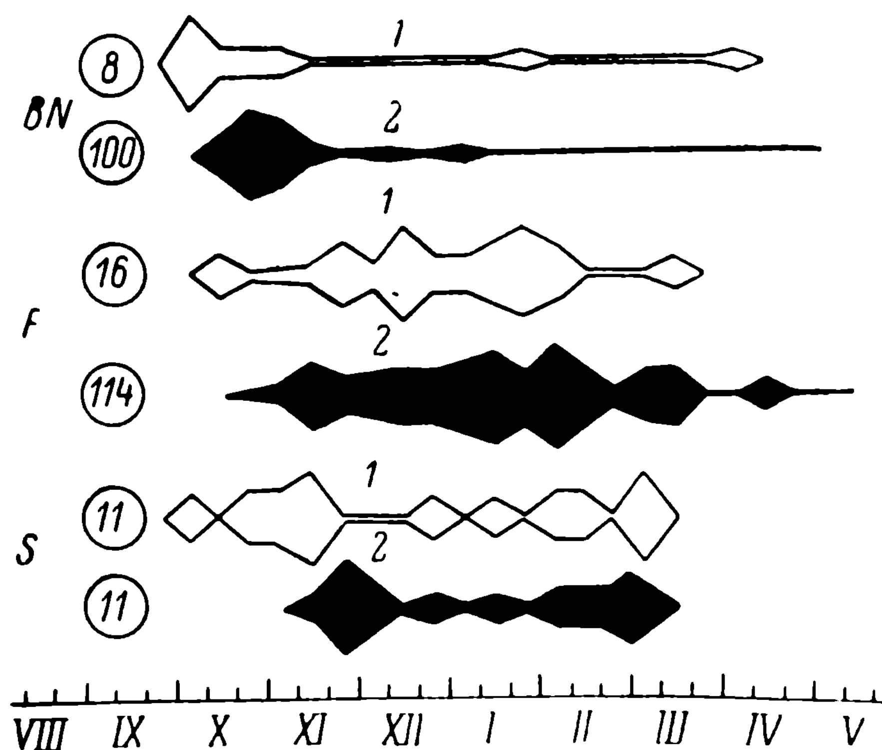


Рис. 59. Различия сроков миграции через Бельгию и Нидерланды (*BN*) и прилета на зимовки во Францию (*F*) и Испанию (*S*) зябликов куршской (*1*) и пролетных (*2*) популяций, окольцованных на Куршской косе.

Цифры в кружках — число находок в данной стране.

Differences in passage periods of the chaffinches originating from Kurische Nehrung (*1*) and more northern (*2*) populations according to banding data at the Kurische Nehrung recoveries from Belgium and Netherlands (*BN*), France (*F*) and Spain (*S*).

Figures in circles — number of

Средняя скорость перемещения по трассе осенью также выше у самок. Скорость среднесуточного перемещения 52 самцов была 60.1±7.9 км/сут (24.5—570.0), а у 36 самок — 73.0±7.3 км/сут (33.0—376.6) (Паевский, 1972а).

У зябликов существует постоянство индивидуальных сроков пролета через определенную географическую точку. Анализ повторных поимок окольцованных пролетных зябликов в последующие годы (Паевский, 1962, 1972б) показал, что 58% птиц проходят Куршскую косу с отклонением в сроке пролета не более 10 сут.

Зяблики мигрируют днем. Наибольшее количество пролетающих птиц регистрируется в утренние часы. Обычно интенсивность пролета снижается во второй половине дня. Иногда отмечается небольшой вечерний пик миграции, захватывающий 2—3 ч перед заходом солнца (Меженный, 1967). Весной вечерний пик выражен в большей степени, чем осенью.

Весной бóльшая часть птиц пролетает в первые 2 ч после восхода солнца. Поскольку зяблики лишь в небольшом количестве останавливаются на ночевку на Куршской косе, эти различия можно объяснить разной удаленностью места наблюдений от южной (22 км) и северной (77 км) оконечностей косы и соответственно бóльшим временем, необходимым для достижения этой точки осенью птицами, стартующими на материке, где находятся места их остановок (Люлеева, 1967; Меженный, 1967).

На Куршской косе неоднократно отмечался пролет зябликов в ночное время (К. В. Большаков, устное сообщение). Ночной

пролет этого вида подтверждается также данными Хансена, обнаружившего зябликов в числе других видов, разбивавшихся ночью о маяки в Дании (Hansen, 1954).

Зяблики, покидающие Куршскую косу еще до развития миграционного состояния, не образуют больших стай. Они перемещаются небольшими группами порядка 10 особей, и формирование миграционных стай, по-видимому, происходит южнее, на материке. Образование пролетных стай осуществляется путем слияния более мелких групп. Птицы, начавшие миграцию, пролетая над местами, где присутствуют потенциально готовые к миграции стайки зябликов, стимулируют их к старту. Стартующие зяблики присоединяются к пролетающим и образуют единую стаю. В течение дня состав стай не остается постоянным. С одной стороны, в них вливаются новые стартующие группы, а с другой — часть птиц, израсходовав жировые резервы, прекращают полет и присоединяются к кормящимся стаям (Блюменталь, 1961, 1971).

Размеры мигрирующих стай варьируют в больших пределах. Наиболее многочисленны стаи, содержащие 20—40 особей. Средний размер стай изменяется в течение миграционного периода. Кроме общей тенденции к укрупнению, к середине периода пролета отмечается большее количество крупных стай (до 200 птиц) в дни наиболее интенсивной миграции.

Зяблики летят рассеянными стаями с расстоянием между птицами 0.5—1.5 м. Чаще всего стаи вытянуты по фронту на 10—40 м и имеют 2—5 м в глубину и высоту. Отмечаются стаи, вытянутые по направлению полета. В полете происходит постоянное перераспределение птиц, которое становится более интенсивным в ветреную погоду. При сильных встречных ветрах стаи уплотняются, при остановках на кормежку, как правило, не распадаются, но наблюдается обмен особями или слияние с другими стаями, остановившимися на той же территории. В составе стай зябликов часто летят птицы других видов с соизмеримой скоростью полета.

Зяблик как наиболее многочисленный на Куршской косе мигрирующий вид оказывает влияние на интенсивность пролета других видов, увлекая птиц, имеющих недостаточный уровень энергетических запасов. Особенно заметно стимулирующее действие пролета зябликов на юрков (*Fringilla montifringilla*) в первую половину миграционного периода (Блюменталь, Дольник, 1963). Во вторую половину пролета интенсивность миграции зяблика, наоборот, зависит от интенсивности пролета *F montifringilla*.

7.2. ДИНАМИКА ПРОЛЕТА

Количество пролетающих зябликов не распределяется равномерно в течение всего миграционного периода, а носит пульсационный характер. Несколько дней интенсивной миграции чередуются с периодами очень слабого пролета. Волнообразный характер пролета повторяется из года в год, и, несмотря на то что количество пролетающих в одну волну птиц сильно варьирует по годам, сроки

прохождения волн миграции через Куршскую косу повторяются в среднем с точностью 1.5—2 сут (Блюменталь и др., 1967; Дольник, 1975). В период с 15 сентября по 15 октября через косу проходит 6 волн миграции зябликов (табл. 32).

Таблица 32

Сроки прохождения волн осенней миграции (1—6) зяблика на Куршской косе в разные годы (по: Блюменталь и др., 1967)

Passing of chaffinch autumn migratory waves through Kurische Nehrung in several years

	Сроки прохождения волн					
	1	2	3	4	5	6
1956	19.9 19.9	24.9 24.9	27.9 27.9	2.10 3.10	6.10 6.10	
1958	18.9 18.9	22.9 23.9	27.9 2.10	4.10 4.10	7.10 10.10	14.10 ?
1959	18.9 18.9	20.9 21.9	24.9 24.9	26.9 27.9	30.9 30.9	
1960	15.9 18.9	21.9 24.9	26.9 26.9	2.10 4.10	7.10 8.10	10.10 12.10
1961	16.9 16.9	19.9 25.9	29.9 30.9	3.10 3.10	5.10 7.10	11.10 11.10
1962	15.9 16.9	18.9 18.9	26.9 26.9	1.10 4.10	8.10 8.10	13.10 13.10
Среднее отклонение начала волны, сут	1.5	1.7	1.2	1.9	2.0	1.5
Среднее отклонение конца волны, сут	1.0	2.0	2.3	2.0	2.3	0.75

Примечание. Верхняя дата в каждой графе — начало волны, нижняя — конец.

В некоторых случаях основу волны образуют птицы одной популяции, но чаще волны имеют смешанный популяционный состав. Кольцевание показало, что инициаторы первой волны осеннего пролета на Куршской косе — это птицы с прилежащих территорий, одновременно закончившие осенний предмиграционный период. Вторая волна состоит из зябликов финляндской популяции, которые многочисленны и в следующих двух волнах. Пролет большинства финляндских зябликов через косу длится с 20 сентября по 10 октября, входя в состав нескольких волн (Паевский, 1971). Последняя волна пролета зябликов — смешанная, она содержит много травмированных, больных и сильно зараженных паразитами птиц (Паевский, 1971; Дольник, 1977). Ни одна возрастная или половая группа зябликов не укладывается в одну волну, а растягивается в несколько волн.

Интенсивность пролета в пределах волны коррелирует с величиной жировых резервов пролетающих птиц (Блюменталь, 1961, 1967, 1971; Блюменталь, Дольник, 1963; Дольник, Блюменталь, 1967). В первый день волны летят преимущественно жирные птицы, маложирные и тощие почти не участвуют в пролете. Во второй день пролет также очень интенсивен; в потоке преобладают жирные птицы, но среди мигрирующих зябликов увеличивается количество маложирных птиц. В последующие дни общее количество летящих птиц уменьшается, пролет начинается позже и продолжается недолго. Процент жирных птиц резко уменьшается, а тощих — увеличивается. В первые дни волны средняя жирность летящих зябликов снижается в течение всего дня, в последующие дни -- только в первой половине дня (Блюменталь, 1967; Блюменталь и др., 1967). Характер поведения птиц в течение волны и паузы определяется изменением соотношения жирных и тощих птиц в потоке. Исходя из полевых и экспериментальных исследований миграции зябликов, можно сделать вывод, что волна — результат синхронизации индивидуальных циклов, присущих каждой птице (Дольник, Блюменталь, 1964).

Волна начинается с формирования ядра из жирных птиц, начинающих миграционный бросок. Это ядро может образовываться скоплением птиц на ограниченной территории, последовательным вовлечением все новых птиц, готовых к полету, или одновременным стартом птиц на значительном участке трассы под влиянием благоприятных внешних факторов. Увлекающее действие стай, начавших бросок, стимулирует к полету птиц, которые самостоятельно в этот день не начали бы миграцию. В течение полета энергетические резервы у птиц расходуются. Израсходовавшие резервы зяблики раньше других прекращают миграцию, увлекая за собой и более жирных птиц, способных продолжать полет. Волна, формирующаяся на большом участке трассы, рассеивается также на обширном отрезке дальнейшего пути. Часть жирных птиц, включившихся в миграцию позднее, возможно, продолжают полет. Пролетая над новыми территориями, они могут стимулировать формирование новой волны. Поэтому фронт волны может перемещаться быстрее, чем образовавшие ее птицы (Блюменталь и др., 1967). Волны миграции проходят по Куршской косе чаще, чем в них может принимать участие одна птица.

В различные дни волны затраты времени на полет и кормежку изменяются. В первые дни волны бóльшую часть времени зяблики тратят на полет и имеют лишь вечернюю кормежку. В последующие дни они начинают кормиться все раньше, и пролет соответственно заканчивается раньше. В последний день волны тощие птицы кормятся весь день и летят только вечером. Затем наступает пауза в перемещениях, в течение которой истощившие резервы зяблики кормятся и восстанавливают их (Блюменталь, 1971). На Куршской косе пролетная волна у зябликов продолжается 1—7, в среднем 2 сут, а пауза 1—8, в среднем 3 сут. Результаты коль-

цевания также подтверждают, что перемещение зябликов по трассе происходит бросками, в течение каждого из которых птица пролетает от 200 до 1150 км (Дольник, 1975). Задержки на трассе для восстановления резервов, по данным кольцевания, продолжаются 1—10, в среднем 6—7 сут (Блюменталь, 1971).

7.3. ПРОЛЕТНЫЙ ПУТЬ ЗЯБЛИКОВ, МИГРИРУЮЩИХ ЧЕРЕЗ КУРШСКУЮ КОСУ

Трасса осеннего пролета куршской и более северных популяций зябликов после прохождения Куршской косы пролегает в юго-западном направлении. Начальные этапы осенней миграции куршских зябликов не ясны, так как почти отсутствуют находки местных птиц до тех пор, пока они не достигнут ФРГ, Нидерландов и Бельгии (рис. 58). Можно лишь предполагать, что во второй половине сентября и начале октября основная часть куршской популяции пролетает через Калининградскую обл., Польшу и ГДР. Через Куршскую косу в это время мигрируют преимущественно зяблики из восточной Финляндии (Паевский, 1971). После прохождения косы они выходят на ту же трассу, что и куршские птицы (рис. 58).

Первые зяблики куршской популяции достигают Бельгии и Нидерландов в конце сентября, однако основная их часть пролетает через эти страны в октябре (рис. 58, 59). Птицы из более северных популяций пролетают там позднее (рис. 58, 59). В ноябре число находок птиц куршской популяции в Бельгии и Нидерландах значительно снижается. На территории Бельгии путь миграции восточно-прибалтийских зябликов совпадает с трассой миграции зябликов из Швеции и Норвегии, часть которых, следуя вдоль побережья Северного моря, в дальнейшем поворачивают к северо-западу и зимуют преимущественно в Англии и Ирландии (Tinbergen, 1941; Deelder, 1949; Verheyen, 1960).

Зяблики куршской популяции появляются во Франции и на Пиренейском п-ове раньше, чем птицы из финляндской популяции (рис. 59). Большинство зябликов куршской популяции достигают своих зимовок в ноябре, однако и в декабре наблюдаются перемещения птиц из северо-восточных в юго-западные районы Франции и из Испании в Португалию (рис. 58, 60).

Основное место зимовки куршской популяции зябликов — юго-западная часть Франции. В январе отсюда получено наибольшее количество сообщений о пойманных куршских птицах (рис. 60). Вторым по численности зимующих птиц районом следует считать Пиренейский п-ов, в особенности юго-западную Испанию и Португалию (рис. 60). Незначительная часть зябликов куршской популяции остается на зимовку в ГДР, ФРГ, Бельгии и Нидерландах. В этих странах зимует больше птиц, пролетающих Куршскую косу в более позднее время, чем рано мигрирующих (табл. 33).

Во второй половине февраля число находок зябликов куршской, прибалтийской и финляндской популяций на юго-западе

Франции и в Португалии сокращается, а число находок в Испании и на северо-востоке Франции увеличивается (рис. 61). Это показывает, что в феврале начинаются перемещения зябликов из

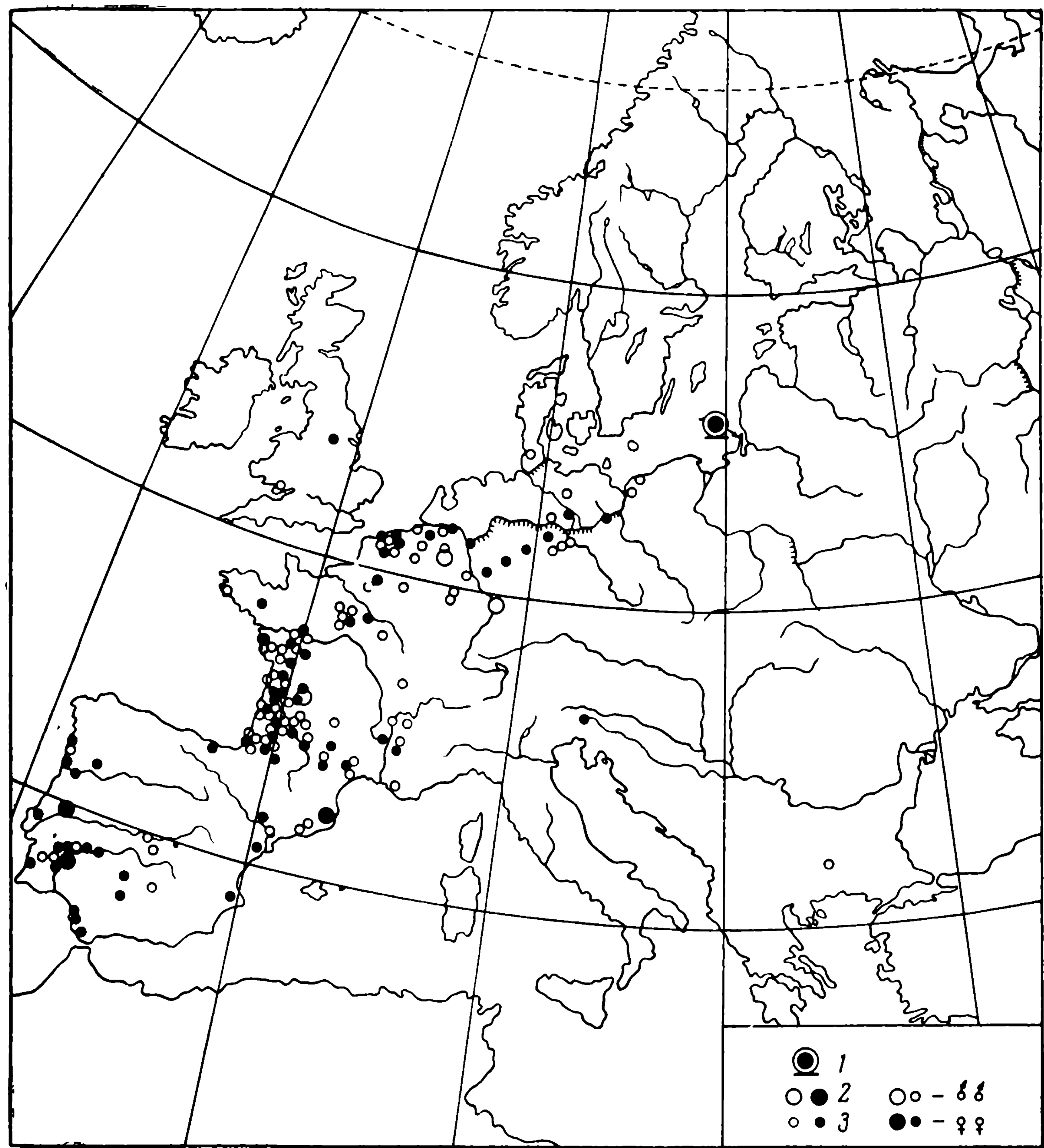


Рис. 60. Распределение находок окольцованных самцов и самок зябликов куршской и пролетных популяций на местах зимовок в январе.

1 — место кольцевания; *2* — птицы куршской популяции; *3* — птицы пролетных популяций.

January recoveries of chaffinches.

1 — place of banding; *2* — chaffinches from Kurische Nehrung population; *3* — chaffinches from more northern populations.

Португалии в Испанию и из юго-западной в северо-восточную часть Франции, т. е. в северо-восточном направлении.

К концу марта большинство зябликов покидают свои зимовки (рис. 58, 61). С середины марта увеличивается число находок зяб-

Таблица 33

Распределение январских находок зябликов в северной части зимовочного ареала (севернее 49° с. ш.) в зависимости от сроков их пролета через Куршскую косу

Distribution of the chaffinch recoveres during January in north part of the wintering area in relation to date of migration through Kurische Nehrung

Сроки пролета через Куршскую косу	Число окольцованных птиц	Находки в январе		
		число	%	соотношение
10.9—10.10	124072	18	0.014	1 : 3.4
10.10—10.11	34907	17	0.048	

ликов, окольцованных на Куршской косе, в ФРГ и ГДР (рис. 61). Из Бельгии и Нидерландов весной почти не поступают сообщения о находках зябликов куршской и финляндской популяций (рис. 58 и 61). Существенное различие в количестве весенних и осенних находок зябликов этих популяций в Бельгии и Нидерландах не может быть объяснено лишь смертностью птиц или более низкой активностью отлова в этих странах весной. Более вероятно, что весной кольцуемые на Куршской косе популяции зябликов летят более прямым путем, чем осенью, не придерживаясь направляющей линии побережья. В Польше они появляются только в апреле (рис. 58). К этому времени некоторые местные птицы уже достигают Куршской косы. Среди зябликов, мигрирующих через Куршскую косу в апреле, основную массу еще составляют птицы из более северных прибалтийских и финляндской популяций (рис. 58). В первой декаде апреля последние достигают своего гнездового района (рис. 58).

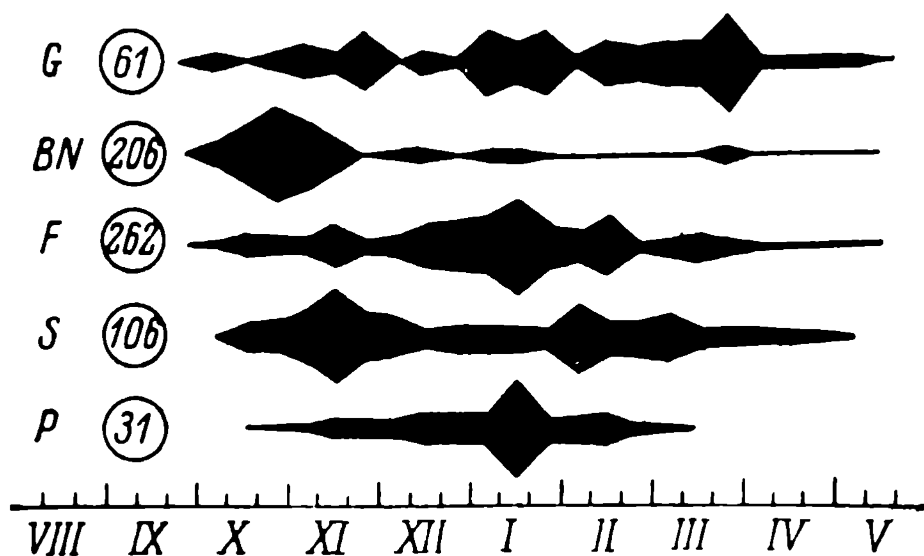


Рис. 61. Временное распределение находок зябликов, окольцованных на Куршской косе, в отдельных пунктах миграционной трассы и на местах зимовок.

G — ФРГ; *BN* — Бельгия и Нидерланды; *F* — Франция; *S* — Испания; *P* — Португалия. *Цифры в кружках* — число находок в данной стране.

Temporal distributions of recoveries of chaffinches banded at the Kurische Nehrung on the migratory route and in wintering area.

G — GFR; *BN* — Belgium and Netherlands; *F* — France; *S* — Spain; *P* — Portugal. *Figure in circles* — number of recoveries.

Отдельные взрослые самцы зябликов куршской популяции появляются в местах гнездования в конце марта. К 25 апреля поло-

вина самцов (молодых и взрослых) уже находятся в районе гнездования (см. гл. 11, рис. 75). Взрослые и молодые местные самки прилетают позже; к 1 мая возвращается половина из них (см. гл. 11, рис. 75).

Слабый пролет зябликов через Куршскую косу (обнаруживаемый только путем отлова и кольцевания) продолжается до начала июня (почти одни самки).

7.4. ОРИЕНТАЦИЯ И ФАКТОРЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МИГРАЦИОННОГО НАПРАВЛЕНИЯ

Осенняя миграция зябликов на Куршской косе происходит в юго-западном направлении. При больших размерах зимовочных территорий для их достижения птицам не требуется большой точности ориентации. Угловой разлет на зимовки различных популяций лежит в пределах азимутов 216—255°, т. е. 39° Куршская популяция зябликов имеет более узкий разлет — 15°, в пределах азимутов 227—242° Таким образом, для достижения зимовок куршские зяблики должны сохранять направление с точностью ±7.5° (Дольник, Паевский, 1965).

При экспериментальном изучении ориентации куршских зябликов в круглых клетках в осенний миграционный период был установлен средний азимут осенней ориентации — 230±62°, что показывает точное соответствие ориентации птиц в круглых клетках азимуту их естественной миграции (Шумаков, 1965, 1967а).

Весеннее направление миграции зябликов после прохождения ими Куршской косы — северо-восточное. Зяблики финляндской популяции при возвращении в районы гнездования разлетаются в пределах угла 28°. Средний азимут направлений ориентации в круглых клетках, демонстрируемый зябликами, пойманными во время весенней миграции, соответствует 48±70° (Шумаков, 1967а).

В круглой клетке миграционное направление четко проявляется у зябликов только при видимом Солнце, что позволяет считать этот астроориентир основным фактором, ответственным за определение и сохранение миграционного направления. Данные об использовании зябликами невизуальных способов ориентации в опытах не были получены (Шумаков, 1967а, 1967б; Шумаков, Виноградова, 1970).

При проверке совершенства ориентационных способностей у зябликов в условиях круглой клетки (Дольник, Шумаков, 1967, 1971) установлено только использование компасной астрономической ориентации. Она базируется на выборе азимута движения относительно Солнца и изменении этого азимута, компенсирующем перемещение светила в течение дня вследствие вращения Земли. Используя эндогенный датчик времени, птицы вносят поправку на суточное смещение Солнца. Солнечная ориентация — генети-

чески детерминированный механизм, спонтанно проявляющийся при развитии миграционного состояния. В генетическую информацию входят опознание астроориентира и набор «рецептов» — инстинктивного внесения поправок на видимое движение светила (Дольник, 1973а).

В эксперименте зяблики, смещаемые относительно цели миграции по широте и долготе, не проявили способности к навигации в круглых клетках (Дольник, Шумаков, 1967). Существуют данные об использовании навигации взрослыми зябликами, достигающими знакомых районов зимовок при больших смещениях с традиционного миграционного пути (Perdeck, 1958).

В естественных условиях зяблики куршской популяции начинают направленные к югу перемещения в августе, еще до развития миграционного состояния (см. гл. 11). У искусственно выращенных с птенцового возраста куршских зябликов осенняя ориентация в круглых клетках проявилась начиная с 20 октября (Шумаков и др., 1972). Таким образом, сроки начала осенней ориентации у выращенных в лаборатории молодых зябликов и у свободноживущих резко отличаются. В противоположность этому ориентированное поведение лабораторных птиц прекратилось 20 ноября, т. е. в те же сроки, когда свободно мигрирующие зяблики этой популяции достигают зимовок. Соответствие сроков завершения осенней миграции молодых в естественных и экспериментальных условиях указывает на эндогенный контроль окончания первого миграционного состояния (Шумаков и др., 1972).

Изменения ориентации куршских зябликов в течение года, полученные в круглых клетках, соответствуют изменениям направленности перемещений популяции в природе (Шумаков, 1976а). Птицы демонстрируют северо-восточную и юго-западную ориентацию в периоды развития у них весеннего и осеннего миграционного состояний и ненаправленную активность в межмиграционные периоды (рис. 62).

У экспериментальных взрослых зябликов куршской популяции, задержанных на Куршской косе, окончание осеннего миграционного состояния (жироотложения, миграционного беспокойства и ориентации) происходит позднее, чем у естественно мигрирующих особей. Пролонгация сроков осеннего миграционного состояния наблюдается и у взрослых зябликов из более северных популяций, задержанных на промежуточной точке трассы вдали от мест зимовки (Шумаков, Виноградова, 1969, 1971, 1975; Соколов, 1976б). Весной задержанные на Куршской косе зяблики северных популяций также имеют более продолжительное весеннее миграционное состояние по сравнению со сроками окончания естественной миграции (Виноградова, Шумаков, 1974; Шумаков, 1976б; Соколов, 1976в). Эти птицы сохраняют миграционный ритм активности и весеннюю ориентацию вплоть до начала линьки. В то же время куршские птицы, проверяемые в круглых клетках на косе (т. е. в районе цели их миграции), весной завершали миграцион-

ное состояние одновременно с его окончанием у местной популяции в естественных условиях (Шумаков, 1976б).

Основная причина наблюдаемых различий, — по-видимому, способность зябликов, знакомых с характеристиками зимовок и

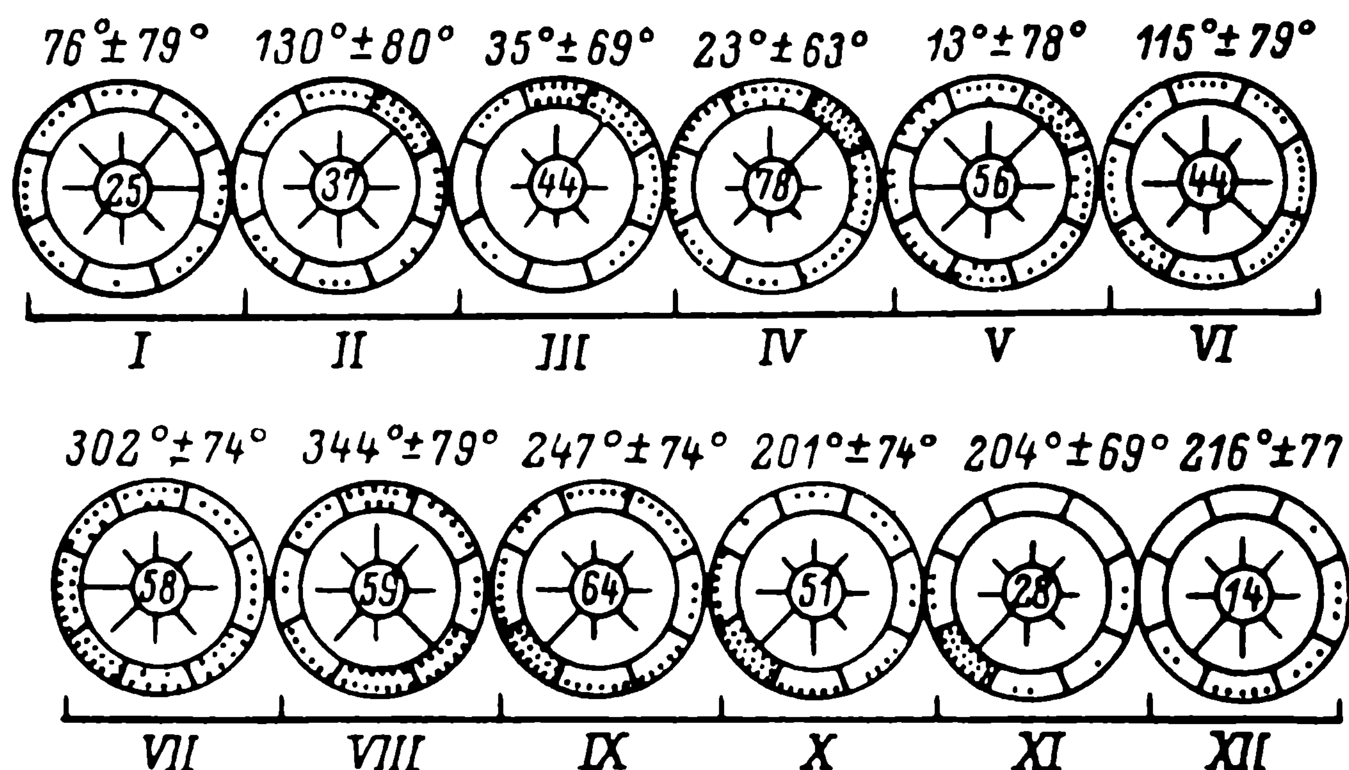


Рис. 62. Годовой цикл ориентации в круглых клетках у восьми зябликов куршской популяции.

Круговые диаграммы суммируют результаты проверок ориентации за соответствующий месяц (количество регистраций указано в центре малого круга). *Точками* представлено распределение азимутов по восьми секторам в отдельных опытах. *Сверху* приведены значения суммарного среднего азимута ± угловое отклонение. *Векторные диаграммы* отражают распределение активности по различным направлениям.

Annual orientation cycle of 8 Kurische chaffinches in round cages.

Every *circular diagram* summarizes all registrations in a month (number of registrations inside of *central circle*). *Dots* represent azimuth directions distributions in single registrations The mean asimuth and angular deviations are shown *above*.

гнездовых районов, обнаруживать несоответствие своего местоположения на трассе с положением цели миграции (Шумаков, Виноградова, 1969; Дольник, 1975; Соколов, 1976б). Несовпадение каких-либо географических характеристик места, где находится зяблик, и характеристик цели в конце миграционного периода стимулирует продление миграционного состояния у взрослых птиц.

7.5. ФОРМИРОВАНИЕ И КОНТРОЛЬ ОСЕННЕГО МИГРАЦИОННОГО СОСТОЯНИЯ

В основе развития осеннего миграционного состояния молодых зябликов лежит реализация эндогенной программы развития особи (Дольник, 1975). Существует также дополнительный, фотопериодический, механизм, регулирующий синхронизацию сроков развития осеннего миграционного состояния у птиц из ранних и поздних выводков. Эта синхронизация частично обеспечивается эндо-

генной программой более быстрого развития птиц из поздних выводков, а частично ускорением программы у птиц из поздних выводков под влиянием более коротких фотопериодов (Дольник, 1975). Вариация сроков осеннего предмиграционного периода у молодых зябликов меньше (20 сут), чем вариация возраста, в котором он начинается (50 сут) (Блюменталь, 1971). У искусственно выкормленных с птенцового возраста зябликов куршской популяции, различающихся по датам вылупления на 26 сут, при естественном фотопериоде расхождение в сроках начала осеннего жироотложения составляло всего 5 сут (Шумаков и др., 1972). Благодаря фотопериодическому контролю, ускоряющему линьку у начавших поздно линять птиц, индивидуальные вариации сроков осеннего предмиграционного периода у взрослых зябликов меньше, чем вариации сроков окончания размножения (Гаврилов, Дольник, 1974). Таким образом, у зябликов куршской популяции индивидуальные вариации сроков размножения не влияют на сроки начала осеннего миграционного состояния.

С первых чисел сентября у зябликов усиливается синтез и использование жиров, становящихся основным источником энергии на время миграции (Дольник и др., 1974). Изменения метаболизма сопровождаются накоплением энергетических резервов, запасаемых в виде жира в подкожных и внутренних депо. Быстрое накопление жировых резервов в предмиграционный период происходит вследствие развивающейся гиперфагии, которая у куршских зябликов может достигать 40% от предшествующего уровня потребления пищи, обеспечивая положительный баланс 3—6 ккал/сут. В среднем за счет гиперфагии скорость запасания энергии составляет 3.97 ккал/сут (Дольник, Блюменталь, 1967). У свободноживущих куршских зябликов увеличение жировых резервов начинается после 10 сентября, и весь предмиграционный период у большинства птиц этой популяции проходит вне Куршской косы (Блюменталь, 1967, 1971). У задержанных и находящихся в вольерах при естественной длине дня и температуре молодых зябликов гиперфагия наблюдается после 11 сентября, и их жировые резервы достигают характерного для миграции уровня к началу октября (Дольник и др., 1969, 1974). У взрослых птиц все эти явления развиваются на несколько дней позже.

Миграционное состояние у зяблика формируется из элементов, между которыми в предмиграционный период нет четко выраженных обратных связей. Однако после завершения этого периода между отдельными элементами проявляются взаимодействия, связывающие их в единую систему. Особую роль в координации метаболических и поведенческих процессов играют жировые депо. Их величина контролирует суточный ритм и количество потребления пищи, а также суточный ритм и активность миграционного поведения.

Суточный ритм кормежки тощих зябликов — двухфазный (см. гл. 1, 4). Он наблюдается у вольерных и естественно мигри-

рующих птиц с разным уровнем резервов (Блюменталь, 1963, 1967, 1971; Дольник, 1967а, 1971б).

Характер промежуточного метаболизма различается у жирных и тощих птиц преобладанием липолиза у первых и липогенеза у вторых (Дольник, 1967а, 1967б; Дольник, Блюменталь, 1967).

Ритм локомоторной активности жирных зябликов имеет мощный пик утренней активности, в то время как у тощих зябликов утренняя активность низкая (Дольник, 1976а). В природе тощие птицы избегают участвовать в миграционном полете, останавливаясь на продолжительное время для восстановления жировых резервов. Между величиной жировых резервов и перелетной активностью у свободно мигрирующих зябликов установлена высокая положительная корреляция, достигающая часто значений $r=0.66-0.82$ (Дольник, 1968). Корреляция между уровнем жировых резервов и величиной миграционной активности зябликов в актографах также высока. По данным 1878 актограмм 313 птиц величина коэффициента корреляции равна 0.873 ± 0.09 (Дольник, 1975). Поскольку тощие зяблики малоактивны в часы, когда жирные проявляют наибольшее миграционное беспокойство, это оказывает косвенное влияние на их ориентацию. Степень выраженности миграционного направления в круглых клетках у тощих птиц ниже (Дольник, 1968).

В зависимости от уровня жировых запасов изменяются суточные ритмы содержания пролактина в гипофизе (Дьяченко, 1972, 1974), секреции гормонов надпочечников (Дьяченко, 1975), а также суточный ритм сахара в крови (Дольник Т. В., 1976) и уровень неэстерифицированных жирных кислот в крови (Яблонкевич, 1974). Установлено, что изменения этих факторов выполняют регуляторную функцию, оказывая влияние на миграционное поведение. Например, инъекции пролактина зябликам стимулируют гиперфагию и отложение жира, а инъекции гормонов надпочечников — миграционное беспокойство (Дольник и др., 1974). Разный уровень жирных кислот у тощих и жирных зябликов (Яблонкевич, 1975б) служит показателем величины жировых резервов, которыми располагает птица, и определяет поведение в течение следующего дня, стимулируя кормежку при низком уровне содержания жирных кислот в крови и локомоторную активность — при высоком. Различия регуляторных функций уровня жирных кислот и сахара в крови состоят в том, что жирные кислоты в первую очередь влияют на среднесуточные уровни потребления пищи и миграционной активности, в то время как сахар в крови преимущественно контролирует их распределение в течение суток (Дольник Т. В., 1976).

Таким образом, сроки наступления и окончания миграционного периода регулируются временной программой индивидуального развития. Индивидуальные программы приводятся в соответствие с календарем фотопериодическими регуляторами. В пределах миграционного периода миграционное поведение эндогенно контролируется изменением резервов и их влиянием через изменения уровня

метаболитов крови и гормонов на ритм поведения. Эти механизмы обеспечивают стабильность индивидуальных сроков миграции и синхронизацию сроков миграции разных особей. Внешние факторы имеют модифицирующее значение в миграционном поведении. Температура воздуха и изменение пищевой базы не оказывают заметного влияния на сроки наступления миграционного состояния (Дольник, Блюменталь, 1967). Они могут оказывать влияние на тактику миграции птиц и их состояние во время пролета.

7.6. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА МИГРАЦИЮ

Расход энергии при миграционном полете, измеренный по изменениям массы тела и жировых запасов зябликов, пролетевших 50 км между двумя ловушками на Куршской косе, составляет 3.87 ккал/ч, или 0.0744 ккал/км (Дольник, Гаврилов, 1971б). Скорость миграционного полета зябликов 52 км/ч (Thienemann, 1931). Зная, что средняя дистанция от Куршской косы до зимовок у местной популяции зябликов составляет 1654 км (Паевский, 1971), получаем, что на прохождение этого пути требуется 31.8 ч полетного времени, а непосредственно на полет до зимовок расходуется 123 ккал.

В среднем максимальный резерв жира у зяблика 4.2 г (Дольник, Блюменталь, 1967), из этого количества только 3.7 г могут использоваться для обеспечения полета. При калорийности жира 9.3 ккал/г резерв составляет 34.4 ккал, что достаточно для 8.9 ч полета на расстояние 464 км. Пролетая по 4.5 ч ежедневно, зяблик расходует эти резервы полностью за 2 сут. Данные кольцевания свидетельствуют о том, что в отдельные дни скорость перемещения по трассе бывает очень высокой. Одна из птиц пролетела 1140 км за 2 сут, другая 1150 км за 3 сут, т. е. в среднем они пролетали по 458 км в сутки. Оба случая, по-видимому, демонстрируют предельные с точки зрения энергетики возможности зябликов при совершении одного броска. Для непрерывного преодоления 1140 км необходимо иметь 85 ккал резервной энергии, в то время как максимальный резерв, обнаруженный путем экстракции жира из очень жирных птиц (5.5 г), составляет только 51.1 ккал. Максимальная масса зябликов во время миграции достигает 29.5 г (на 8.5 г выше массы нежирных птиц). При калорическом эквиваленте потерь массы во время миграции 6.1 ккал/г запас энергии у этих птиц равен 51.85 ккал. Таким образом, даже максимальные энергетические резервы достаточны для преодоления лишь 696 км. Приведенные случаи трудно объяснить иначе как прохождением этого пути с большей скоростью за счет сильных попутных ветров, увеличивающих дальность броска при неизменных энергетических затратах.

Средний запас жира у только что летевших миграционным полетом и попавших в ловушку на Куршской косе зябликов 1.58 г (Блюменталь, 1971), в том числе 0.5 г, не используемых для полета. Поскольку эта величина средней жирности за 4

утренних часа, то прибавив к ней 1.04 г жира, необходимые на 2.5 ч полета, получаем, что зяблик начинает утренний полет при жирности 2.62 г, имея запас энергии 19.74 ккал, достаточный для 5.35 ч полета на расстояние 278 км.

Зяблики, начавшие миграцию со средним максимальным уровнем резервов, полностью истощают их за 2 пролетных дня, летя по 4.5 ч в сутки. Для восстановления резервов до прежнего уровня при средней скорости восстановления 3.97 ккал/сут (Дольник, Блюменталь, 1967) им требуется остановка на 8.6 сут. При таком темпе полета весь путь от Куршской косы до зимовок с учетом необходимых для пополнения энергии остановок будет пройден за 33 сут (в среднем 3.5 броска и 3 остановки).

Во время естественной миграции стратегия полета у разных птиц неодинакова. В зависимости от участия в стае жирных или менее жирных птиц, зяблики могут совершать либо кратковременные полеты (при этом увеличивается число полетных дней), либо, наоборот, лететь больше часов в сутки (при этом число полетных дней сокращается). Перераспределение птиц в потоке имеет тенденцию к объединению в одной стае особей с близким уровнем резервов и ритмом их расхода и восстановления. Увлекающее действие миграционного потока может нарушать синхронность миграции птиц с разным уровнем жирности, побуждая особей, не накопивших полного резерва, совершать кратковременные броски.

Глава 8

ЗИМОВКИ ЗЯБЛИКОВ

THE WINTER QUARTERS OF THE CHAFFINCHES

ABSTRACT

1. The most of winter recoveries of chaffinches banded at the Kurische Nehrung are from south-west and south France and south-west Pyrenean Peninsula.

2. The wintering areas with soft maritime climate, ambient temperatures over 0° and high level of precipitations are favourable for the chaffinch.

3. Large flocks of chaffinches feed usually on tillages and stubble and roost in the trees.

4. A damp climate and ground free from snow are necessary for searching of seeds, and the trees are necessary for roosting.

По данным кольцевания, зяблики, мигрирующие через Куршскую косу, гнездятся на большей части территории Северо-Восточной Европы. Зимуют эти популяции исключительно на континенте: основное число зимних находок окольцованных птиц приходится на юго-западную и южную Францию и на юго-западную часть Пиренейского п-ова (Паевский, 1971). В этих же областях обнаружены в зимнее время и зяблики куршской популяции. Их наибольшая концентрация отмечается по долинам французских рек Шаранта, Гаронна, Адур, Рона (44—46° с. ш.), а также в приморских низменностях Португалии и на Андалузской низменности Испании, в бассейнах рек Тежу, Гвадиана и Гвадалквивир (37—39° с. ш.). Следовательно, часть куршских зябликов перелетают Пиренейские горы и плоскогорье Месета, не останавливаясь там на зимовку.

Во всех указанных местах зимовок зябликов климат переходный от умеренного к средиземноморскому, зима мягкая (средняя температура января от +5 до +12°), с большим количеством осадков. Снег не образует устойчивого покрова, реки не замерзают. В бассейнах основных рек этих районов расположены обширные возделанные поля, луга, а в предгорьях Пиренейских и Андалузских гор распространены широколиственные леса с преобладанием бука и дуба.

В горных областях зима более суровая с морозами и сильными снегопадами. Хотя среднегодовая температура зимой здесь довольно высокая (4—5° выше нуля), растительность, покрывающая плоскогорье и горы, довольно сухая и скудная (разреженные кустарники и сухолюбивые травы). Видимо, именно этими особенностями можно объяснить очень низкий процент находок колец из горных областей Пиренейского п-ова.

Интересно сравнить в ландшафтном и климатическом отношении зимовки зябликов номинативного (*Fringilla c. coelebs*) и крымского подвидов (*F. c. solomkoi*), находящихся на территории СССР. Зяблики, зимующие на Крымском п-ове (в южном Причерноморье, вдоль побережья от Феодосии до Алушты, 45° с. ш.), держатся главным образом на распаханных полях в предгорьях Крымских гор и в парках прибрежной зоны Черного моря (Носков и др., 1975). Зяблики, зимующие в Ленкоранской низменности (у берегов Каспийского моря, 41° с. ш.), также в основном держатся на полях и пашнях, прилегающих к предгорьям Талышских гор.

Таким образом, для своих зимовок зяблики предпочитают места, где преобладает мягкий морской климат с плюсовыми зимними температурами воздуха, сочной растительностью и широколиственными или вечнозелеными лесами и парками, в прибрежной или горной зоне.

Отметим, что скандинавские и шведские популяции зябликов, зимующие на островах Великобритании (Deelder, 1949; Marler, 1956a; Newton, 1972), держатся в местах, несколько отличающихся в ландшафтном и растительном отношении, но мягкий морской климат и обширные приморские низменности, занятые лугами и пашнями, имеют несомненные черты сходства с местами зимовок других популяций зяблика.

Все авторы, наблюдавшие зябликов во время зимовок, отмечают, что они обычно держатся па полях и жнивье (Marler, 1956a; Newton, Newton, 1972; Носков и др., 1975). Наблюдения за зябликами номинативного подвида, которые зимуют в Крыму, а гнездятся в средней полосе РСФСР, показали, что крупные стаи их иногда используют для постоянной кормежки большое поле и совершают суточные перемещения между этим полем, водопоем и местом ночевки, расположенным в лесном массиве (Носков и др., 1975).

По данным Марлера (Marler, 1956a) и Ньютона (Newton, 1972), в Британии континентальные зяблики формируют более крупные и плотные стаи, чем местные. Местных птиц при этом можно отличить не только по поведению в стае, но и по половому составу. Они образуют обоеполые стаи без резкого преобладания одного из полов, а у прилетевших на зимовку птиц один из полов явно преобладает в одной стае (Deelder, 1949; Marler, 1955a). В Британии зимующие зяблики кормятся на вспаханных полях крупными стаями, собирая с поверхности почвы семена растений, а также на

открытых участках, на склонах холмов и на опушках леса (Newton, 1972).

Места зимовок куршских зябликов в Испании и Франции (37—46° с. ш.) по своим ландшафтным характеристикам и климатическим условиям сходны с местами зимовок зябликов в Крыму (45° с. ш.) и на Ленкоранской низменности (41° с. ш.) и расположены в близких широтах. Поэтому все изложенное можно дополнить некоторыми сведениями, полученными нами при наблюдениях за зимним поведением зябликов в Ленкоранской низменности, на территориях Кызыл-Агачского и Гирканского заповедников (см. также: Блюменталь, 1969).

В Кызыл-Агачском заповеднике на постоянных маршрутах, которые включали разнообразные стации (поля, пашню, тростниковые крепи, кустарниковые заросли у водоемов, степные участки), мы зарегистрировали 150 зябликов. В феврале мелкие стайки (по 3—10 особей) придерживались постоянных мест обитания. Мы встречали стайки зябликов без явного преобладания какого-либо пола у редких деревьев гранатника, тамариска или у одиночных тополей. В начале марта стаи заметно увеличивались в размерах, достигая в отдельных случаях 30 и 50 особей. Самые крупные стаи мы наблюдали во время дождя на вспаханном поле, где зяблики собирали корм с поверхности почвы.

В Гирканском заповеднике в ноябре число встреченных нами зябликов было значительно больше, хотя основной период зимовки (декабрь—январь) еще не начался.

Стаи зябликов (до сотни особей в одной стае) кормились на распаханных полях, возле водоемов, в низкорослых лесочках, а в предгорьях Талышских гор — на небольших участках влажной земли, свободной от толстого слоя сухих листьев. Высоко в горах мы не видели зябликов даже вблизи человеческих поселений.

В Гирканском низменном лесу зяблики в ноябре держались в разных стациях, посещая чайные плантации, пашни и опушки леса. Одна из стай, насчитывающая более 1500 зябликов, была разделена на группы: одни кормились, собирая корм с поверхности вспаханной земли, другие — по краям оросительных канав, где зеленела свежая трава, меньшая часть держалась на границе леса и поля, собирая корм в лесной подстилке. Во время снегопадов зяблики кормились на не покрытой снегом почве под старыми развесистыми кустами чая (В. Г. Анисимов, устное сообщение).

Наши наблюдения и литературные данные показывают, что зяблики предпочитают для зимовок места с мягким морским климатом, где зимой преобладают плюсовые температуры и выпадает много осадков. Наиболее важны для них влажная почва, свободная от снега, что необходимо для успешного поиска семян, а также деревья или густые кустарники, которые зяблики могут использовать для отдыха и ночевок.

Глава 9

РАЗМНОЖЕНИЕ И ДЕМОГРАФИЯ ЗЯБЛИКОВ КУРШСКОЙ КОСЫ ПО ДВАДЦАТИЛЕТНИМ ДАННЫМ

REPRODUCTION AND DEMOGRAPHY OF THE CHAFFINCHES AT THE KURISCHE NEHRUNG ACCORDING TO TWENTY YEARS DATA

ABSTRACT

1. The average breeding density in the studied area is 218 pairs per 1 km ^{2}.

2. During the years covered by studies the preference for tree species for nesting has changed in the population from the birch (67.6 per cent of nests in 1959) to the pine (82.7 per cent in 1976).

3. The height of the nest location in the tree decreased from 3 to 1.2 m in the first years of the studies and increased later to 2.7 m.

4. The laying of the first egg lasted from the second pentade of May to third pentade of July.

5. There is one brood in a season and only about 3 per cent of pairs have normal second brood as well.

6. Interval between the completion of nest building and the laying of the first egg is 2.6 days, ranging from 7.0 at the beginning to 0.3 days at the end of the breeding season.

7. Duration of all nesting attempts of one pair which gives the fledglings is 47.7 days.

8. Clutch size varied from 2 to 6 eggs; the average clutch size varied from 4.8 at the beginning to 3.4 eggs at the end of the breeding season.

9. A female laid in the average 7.8 eggs in a season.

10. About 63 per cent of the eggs laid hatched and about 40 per cent of nestlings leaved the nests in relation to the number of eggs laid.

11. In the average 3.08 youngs leave the nest.

12. Annual adult mortality is 50.1 per cent (48.9 in males and 51.7 in females), mortality of the one-year old birds (i. e. the birds of 12—24 months old) is 55.5 per cent. Mortality rates of immature birds during period from the leaving of the nest up to the start of next breeding season is about 68—74 per cent.

13. Annual mortality rates ot adult birds born in early broods and in seasons with early reproduction of the whole population is higher than mortality rates of those born in late broods and in seasons with late reproduction. The reasons of this are discussed.

14. The males constitute 55.5 and nonbreeding females constitute 3.4 per cent of the breeding population.

15. The highest death rates of birds take place in January and May, as seen from recovery and other data.

16. During 1958—1963 the population increased, during 1964—1976 it decreased. Population numbers seems to be density dependent and its are regulated by the changes in mortality rates of immature birds.

Биология гнездования и демография зябликов Куршской косы (по данным за 1958—1969 гг.) были описаны ранее (Паевский, 1970; Паевский, Виноградова, 1974). Новые данные за 1970—1977 гг. позволили значительно расширить представления о некоторых моментах гнездовой биологии зябликов и уточнить ряд цифр демографических показателей. Материалы были собраны всем коллективом сотрудников Биологической станции.

Большинство сведений по движению численности, показателям смертности, возрастному и половому составу изучаемой популяции получено путем отлова зябликов Рыбачинскими ловушками. Описание особенностей отлова зябликов этим способом, а также описание изученной территории см. в разделе 0.4.

9.1. ПЛОТНОСТЬ ГНЕЗДЯЩЕЙСЯ ПОПУЛЯЦИИ

За последние десятилетия орнитологами разработан целый ряд методов количественного учета птиц. Наиболее разнообразные способы применяются для учета мелких воробьиных птиц, особенно в лесной зоне (см. обзоры: Рогачева, 1963; Наумов, 1965; Pinowski, Williamson, 1974; Щеголев, 1977). Разработка методов учета всегда преследовала цель получить достаточно достоверные цифры при минимуме затраченного времени и на небольших учетных площадях.

В связи со спецификой исследования популяции зябликов Куршской косы (многолетнее стационарное изучение размножения и отлов птиц) наиболее рациональным оказался сплошной абсолютный учет численности путем поиска гнезд на исследуемой территории. Ошибка полноты учета в данном случае снижается за счет регулярного неоднократного обследования в течение всего периода размножения, однако она может возрастать за счет снижения активности поиска по мере удаления от центра стационара (см. 0.4), а также увеличивается в противоположную сторону за счет двойного учета одних и тех же пар, возобновивших размножение после разорения гнезда.

Преимущество учета размножающихся пар методом поиске гнезд в наших условиях заключалось в возможности сравнения цифр, полученных разными способами: однократным обследованием территории одним наблюдателем, регулярным неоднократным обследованием в течение всего периода размножения несколькими наблюдателями и косвенным расчетом по соотношению меченых и немеченых особей, пойманных в ловушки.

Предварительное обследование в разных участках косы показало, что плотность гнездования по всей ее протяженности неодинакова; в некоторых местах, даже сходных с нашей стационарно изучаемой территорией, плотность была гораздо меньше.

Приведем для сравнения данные по некоторым участкам косы, собранные разными методами (табл. 34). Из таблицы видно, что

Таблица 34

Плотность гнездования зябликов по данным поиска гнезд

Breeding density estimates of the chaffinches according to nest searching

Тип учета	Биотоп	Площадь, $м^2$	Количество дней учета	Количество гнезд на 1 $км^2$
Кратковременные учеты одного наблюдателя	Старый лиственный лес	23600	8	254
	Смешанный разновозрастный лес	28960	4	90
			10	173
	Смешанный лес, разделенный шоссе	32800	6	102
			10	152
	Плантации горной и крымской сосны	42660	4	47
	Окраина соснового высокоствольника	40100	4	25
Стационарные учеты многих наблюдателей	Молодой сосновый лес с березой и ивой:			
	1975 г.	136000	92	456
	1976 г.	136000	92	544
	1977 г.	136000	92	485

кратковременные учеты вне зависимости от различий в степени удобства разных стаций для гнездования дают заниженные результаты. Однако стационарные учеты, проведенные на одном из наиболее типичных участков изучаемой нами территории (нижняя часть табл. 34), неизбежно завысили реальное число гнездящихся пар, так как включили и повторные гнезда одних и тех же птиц.

В предыдущей работе по данной популяции (Паевский, Виноградова, 1974) мы приводили плотность в 80—120 пар на 1 $км^2$, указывая при этом, что на отдельных участках она достигала 300—320 пар. Более точные цифры плотности изучаемой популяции были рассчитаны по соотношению меченых и немеченых молодых птиц, т. е. числа окольцованных в гнездах птенцов, доли птенцов, попавших затем в том же году в ловушки, и общего числа пойманных в данном сезоне молодых зябликов. Пусть p — число окольцованных в гнездах птенцов, p' — число птенцов с кольцами, попавших в тот же сезон в ловушки, j' — общее число молодых зябликов,

пойманных в этот период в ловушки. Тогда число родившихся в данном году в районе исследования зябликов (j) будет равно:

$$j = \frac{pj'}{p'}.$$

Поскольку сроки массового вылета птенцов неодинаковы в разные годы, указанное соотношение определено следующим образом. Количество пойманных ловушками молодых птиц, в том числе и окольцованных на гнездах, взято в период, равный 40 сут после времени массового кольцевания. Время же массового кольцевания — тот период, когда было окольцовано не менее 75% всех птенцов, окольцованных в данном году. Исходные материалы для расчета плотности приведены в табл. 35. Подставляя в указан-

Таблица 35

Исходные материалы для расчета плотности популяции зябликов по данным кольцевания и отлова молодых птиц

Data for density estimation by banding and trapping of young chaffinches

Год	Окольцовано птенцов в гнездах	Поймано молодых птиц [1]	Поймано молодых птиц, окольцованных в том же сезоне на гнездах [1]
1968	90	405	17
1969	79	126	7
1970	59	105	4
1971	72	228	6
1972	135	220	16
1973	103	127	11
1974	241	120	19
1975	253	236	24
1976	190	152	22
1977	410	488	73
Всего	1632	2207	199

[1] В течение 40 сут после времени массового кольцевания птенцов.

ную формулу данные этой таблицы, получаем, что за 10 лет родилось 18 100 молодых птиц, в год в среднем 1810. Средний размер выводка при кольцевании — 3.9; следовательно, на исследуемой территории площадью 2.13 км^2 (определение размера площади см. 0.4) в среднем было 464 гнездящиеся пары, что составляет 218 пар на 1 км^2 — наиболее реальная цифра плотности гнездования изучаемой популяции.

На более тщательно обследуемом участке площадью 13.6 га было обнаружено в среднем за 3 года (в пересчете на 1 км^2) 495 гнезд. Это означает, что 1 пара делала в среднем приблизительно 2.3

гнезда за сезон (так как у большей части пар первые попытки гнездования неуспешны). Достоверность этой цифры подтверждается другими расчетами в целом для всей популяции (см. далее), где получено в среднем 2.1 попытки гнездования за сезон. Постройка 2—3 гнезд одной самкой за весь период гнездования известна и для других популяций (Изгалиев, 1974).

Полученная величина (218 пар на 1 км^2) наиболее близка к данным по плотности гнездования зябликов возле Вроцлава (Польша) — 220 пар (Dyrcz, 1963) и на островах одного из озер в южной Швеции — 242 пары (Nilsson, 1977). Другие публикации по зяблику содержат весьма разнообразные цифры плотности пар на 1 км^2: 70—90 в некоторых местах Финляндии (Palmgren, 1930), 17 в южной Карелии (Зимин, 1976), 109 в смешанном лесу Горьковской обл. (Шапочников, 1938), 368 в дубраве возле г. Горького (Аникин, Парахин, 1967), 340—720 в липово-дубовом лесу с примесью ели Волжско-Камского заповедника (Некрасов, Олигер, 1978), 52 в Псковской обл. (Мешков, 1961), 50—66 в лесах ФРГ (Lehmann, 1972; Scholz, 1972).

Причины такого расхождения цифр, помимо действительных различий в плотности гнездования в разных местах, заключаются и в кратковременности некоторых учетов, что приводит часто, как уже было показано, к весьма заниженным результатам. Куршская коса как полуостровная территория может иметь повышенную плотность гнездящихся птиц. Так, по данным Нильсона (Nilsson, 1977), плотность гнездования зяблика на материке в 2—5 раз меньше, чем на близлежащих островах.

9.2. РАСПОЛОЖЕНИЕ ГНЕЗД

Всего за 1959—1977 гг. на изучаемой территории было обнаружено 2297 гнёзд зяблика, из них 1380 — на обыкновенной сосне и 500 — на березе (табл. 36). В 1959 г. 67.6% всех обнаруженных гнезд зяблика располагались на березах. В течение последующих лет количество гнезд на березах уменьшалось, а на обыкновенных соснах (молодые посадки) — увеличивалось, достигнув 82.7% в 1976 г. Переход популяции от преимущественного гнездования на березах к гнездованию на соснах вначале был постепенным, а в 1966 г. — скачкообразным (рис. 63).

Вследствие смены пород деревьев, используемых для гнездования (берез на молодые невысокие сосны), средняя высота расположения гнезд сначала уменьшилась от почти 3 до 1.2 м, затем же, с ростом сосен, увеличилась до 2.7 м в 1977 г. (табл. 37).

Массовое гнездование зябликов в сосновых посадках на Куршской косе — довольно необычное явление по сравнению с другими местами, где в сосновых лесах зяблик весьма редок (Мальчевский, 1959; Новиков, 1960; Navasaitis, 1961; Tomek, Waligóra,

1976), хотя иногда и может достигать плотности 25 пар (Ranoszek, Witkowski, 1975) и 20—60 пар (Dierschke, 1973) на 1 км². Объяс-

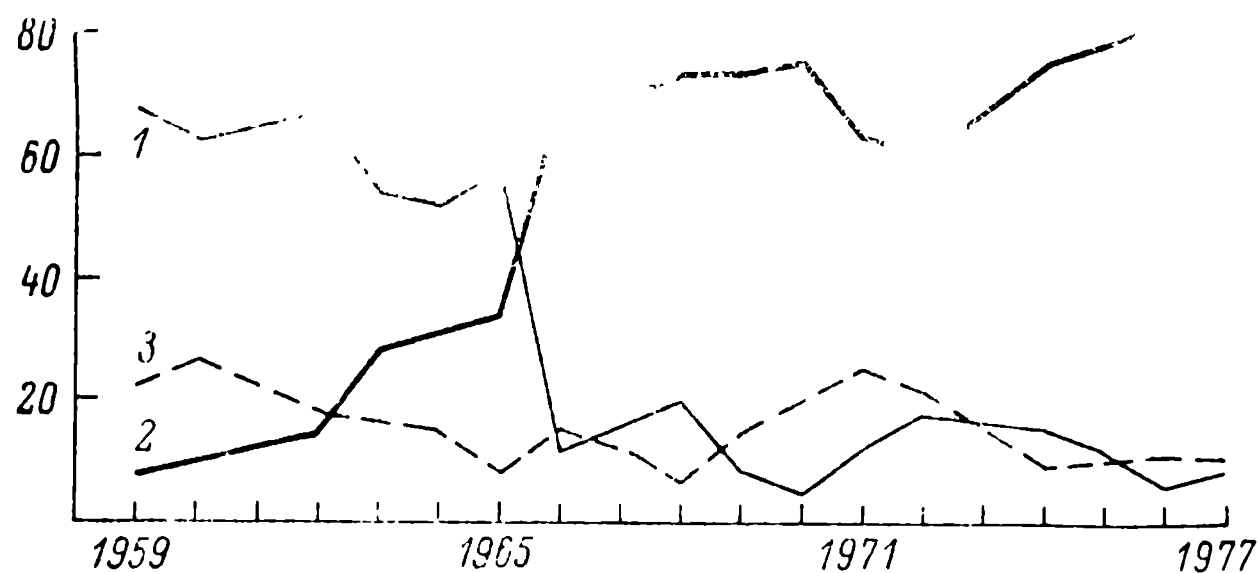


Рис. 63. Годовые изменения распределения гнезд зяблика на древесных породах (1959—1977 гг.; *n*=2297).

1 — гнезда на березах; *2* — то же, на обыкновенных соснах; *3* — то же, на прочих породах. *По оси ординат* — доля гнезд на разных породах деревьев, %.

Yearly variations of nest distribution at tree species.

1 — nests at birch; *2* — nests at Scotch pines; *3* — nests at other tree species. *Ordinate* — per cent distribution of nests at tree species.

няется это разнообразием биотопов на косе: участки сосновых посадок перемежаются березовыми рощицами, открытыми простран-

Таблица 36

Распределение гнезд зябликов по растительным породам

Distribution of the chaffinch nests in plant species

Вид растения	Количество гнезд	
	n	%
Сосна обыкновенная, Pinus silvestris L.	1380	60.1
Береза плакучая, Betula pendula Roth.	500	21.8
Сосна горная, Pinus montana Mill.	169	7.3
Ольха черная, Alnus glutinosa (L.)	105	4.6
Ива, Salix acutifolia Willd. и S. daphnoides Vill.	66	2.9
Ель обыкновенная и канадская, Picea abies Karst. и P. canadensis L. . .	33	1.4
Осина, Populus tremula L. . .	16	0.7
Можжевельник, Juniperus communis L.	7	1.2
Бузина кистистая, Sambucus racemosa L.	5	
Сосна крымская, Pinus pallasiana Lamb.	4	
Сосна «американская», Pinus sp. . . .	3	
Рябина обыкновенная, Sorbus aucuparia L. .	3	
Барбарис обыкновенный, Berberis vulgaris L.	2	
Крушина ломкая, Frangula alnus Mill.	2	
Груша, Pyrus sp.	1	
Смородина красная, Ribes rubrum L.	1	
Всего	2297	100.0

ствами с редким травянистым покровом, низкими зарослями горной сосны и понижениями с черной ольхой и кустами ежевики и смородины.

Таблица 37

Высота расположения гнезд зябликов, м

Nesting height of the chaffinches, meters

Год	n	$\bar{x} \pm S.E.$	lim
1959	142	2.74±0.19	0.5—9.8
1960	141	2.99±0.21	0.5—9.9
1962	96	2.00±0.24	0.6—8.0
1963	48	1.84±0.51	0.4—4.0
1964	38	1.85±0.71	0.3—3.0
1965	62	1.89±0.47	0.3—4.9
1966	206	1.43±0.17	0.4—4.5
1967	45	1.26±0.50	0.5—3.0
1968	115	1.57±0.25	0.4—7.0
1969	244	1.66±0.13	0.6—4.5
1970	70	1.58±0.42	0.6—3.5
1971	92	1.73±0.23	0.8—4.5
1972	70	2.34±0.44	0.8—9.8
1973	37	1.87±0.76	0.4—4.0
1974	153	2.32±0.19	0.4—7.0
1975	199	2.54±0.18	0.6—8.8
1976	202	2.32±0.20	0.4—6.2
1977	310	2.68±0.12	0.7—9.8
Всего. .	2270	2.15±0.04	0.3—9.8

9.3. СРОКИ ОТКЛАДКИ ЯИЦ И РАЗМЕРЫ КЛАДОК

Точные сроки размножения определялись только в том случае, когда можно было высчитать день откладки первого яйца или дату вылупления птенцов. Период откладки яиц всей популяцией очень растянут, в иные годы — до 6 нед, а пик появления первых яиц в 75% из всех обнаруженных гнезд растянут на 2—3 нед (рис. 64). В среднем за все годы процентное распределение появления первых яиц по пятидневкам начиная с 11 мая таково: 6.3, 12.6, 17.7, 20.2, 15.7, 11.7, 6.8, 4.3, 2.1, 1.4, 0.5.

Размер кладки регистрировался в том случае, когда имелись данные об откладке именно последнего яйца, или же он определялся по количеству птенцов, если с определенного момента гнездо находилось под регулярным наблюдением. Из табл. 38 видно, что размер кладки варьирует от 2 до 6 яиц (в 63% случаев — 5 яиц) и что к концу сезона размер кладок уменьшается (это связано только с разорением предыдущих кладок, так как самки зябликов Куршской косы в норме выводят птенцов один раз в сезон). Из 96 особей, помеченных цветными кольцами, вторая нормальная

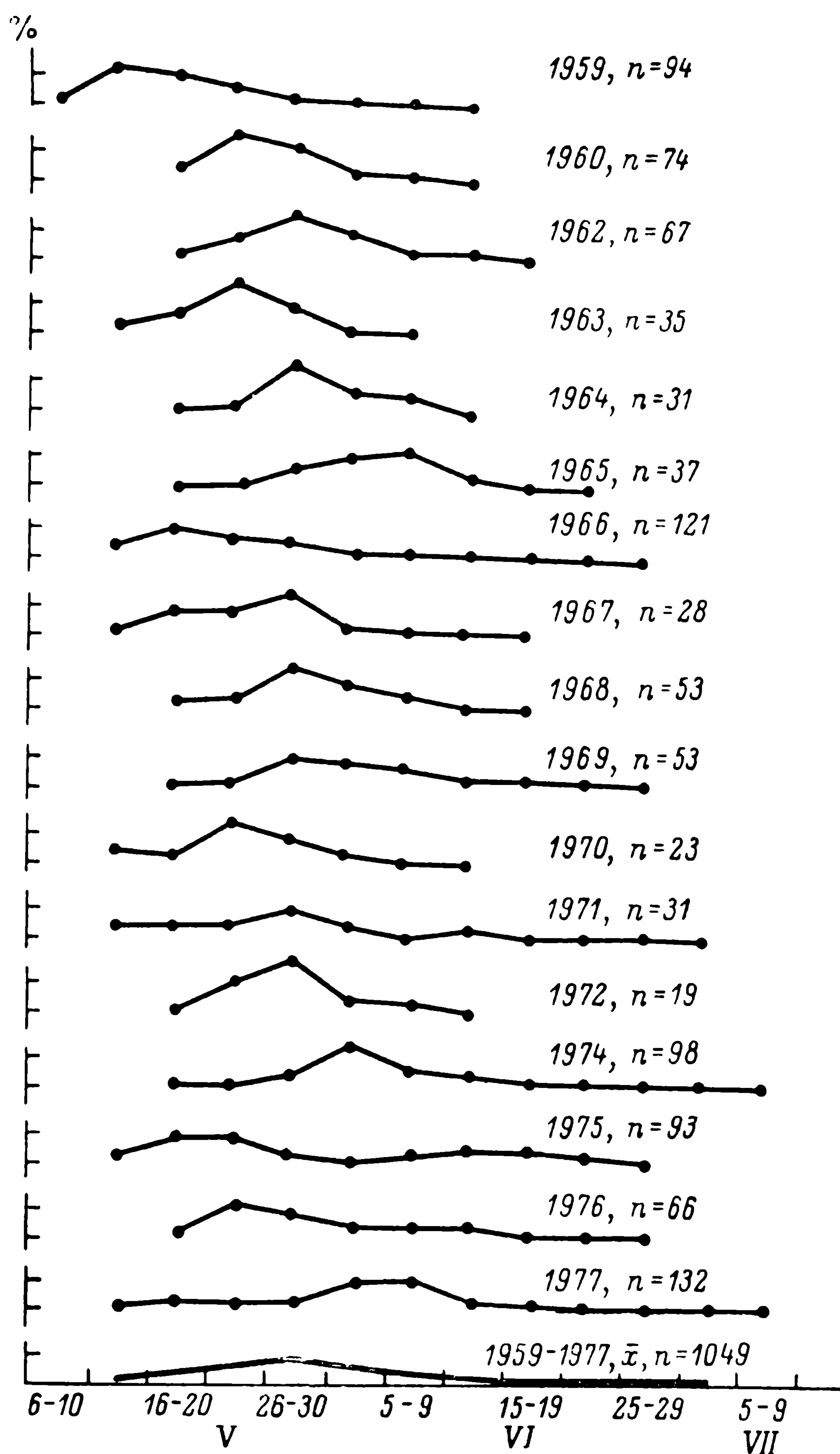


Рис. 64. Сроки откладки зябликами первого яйца в разные годы.
По оси ординат — процент от всех обследованных гнезд; *одно деление* — 25%.

The periods of the first egg laying in successive seasons.
Ordinate — per cent distributions of total numbers in each season (*one division* is 25%).

кладка зарегистрирована только у 3 самок. Следовательно, вторые нормальные кладки после успешного выкармливания первого выводка возможны приблизительно у 3% особей популяции. Кроме того, у некоторых самцов отмечены случаи полигамии (см. 10.2.5). Общий средний размер кладки, равный 4.64 яйца, такой же (4.7), как и в Волжско-Камском крае (Некрасов, Олигер, 1978).

Таблица 38

Число яиц в полной кладке зябликов

Clutch size in the chaffinches

Декады	Число гнезд, содержащих кладку из:					Среднее число яиц в кладке
	2	3	4	5	6	
11 V—20 V	—	2	15	68	3	4.82 ±0.05
21 V—30 V	—	14	73	252	14	4.75 ±0.03
31 V—9 VI	1	13	69	174	17	4.70 ±0.04
10 VI—19 VI	1	7	58	97	7	4.60 ±0.05
20 VI—29 VI	—	18	18	11	—	3.85 ±0.11
30 VI—9 VII	—	14	8	1	—	3.43 ±0.12
Всего	2	68	241	603	41	4.64 ±0.02

Промежуток времени от завершения постройки гнезда до откладки первого яйца был различным в разных гнездах и зависел от сроков гнездования; по мере хода гнездования он изменялся (табл. 39) от 7 сут в начале до 0.3 сут в конце гнездования, составив в среднем за сезон 2.6 сут (пределы — от 0 до 14 сут).

9.4. ВЫЖИВАЕМОСТЬ ПОТОМСТВА В ПЕРИОД НАСИЖИВАНИЯ И ВЫКАРМЛИВАНИЯ

Из 1552 гнезд с известной судьбой 1028 гнезд (66.2%) были брошены самкой или разорены хищниками на разных стадиях гнездования. Такие же данные за каждый год дают вариацию от 51 до 81% неуспешных попыток гнездования (табл. 40). Значительная часть гнезд была брошена недостроенными и пустыми. Строительный материал многих из этих гнезд был затем растаскан самками.

Смертность потомства во время насиживания яиц и выкармливания птенцов определялась по доли уничтоженных, брошенных и невылупившихся яиц и погибших птенцов от первоначального числа яиц. Из 3859 яиц вылупилось 2415 птенцов (62.6%), а из них дожил по крайней мере до 7—12-дневного возраста 1991 птенец, что составило 51.6% от первоначального числа яиц. Годовые различия этих показателей были весьма значительны — от 34.8 до 71.5% (табл. 41). Дальнейшая судьба выводка известна лишь для немногих гнезд. За все изученные годы имеются данные

Таблица 39

Промежуток времени от завершения постройки гнезда до откладки первого яйца

Interval between the completion of nest construction and the laying of the first egg

Декады	Число гнезд, где промежуток времени (сут) был:															В среднем
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
1 V—10 V						1	2			2						7.0 ±0.7
11 V—20 V			2	12	9	2	2	4	2	1	2		2			5.1 ±0.4
21 V—30 V	2	6	16	16	3						1	1		1	1	3.1 ±0.4
31 V—9 VI	11	13	16	12	2						1					1.8 ±0.3
10 VI—19 VI	12	10	8	5	2	1										1.4 ±0.2
20 VI—29 VI	14	2	2	3												0.7 ±0.2
30 VI—9 VII	5		1													0.3 ±0.3
Всего	44	31	45	48	16	4	4	4	2	3	4	1	2	1	1	2.6 ±0.2

лишь о 47 погибших птенцах после их кольцевания из 212 учтенных до вылета, поэтому число покинувших гнездо птенцов составило приблизительно 40% от исходного числа яиц. В целом данные по успешности гнездования достаточно близки к таковым для зябликов Ленинградской (Мальчевский, 1959) и Горьковской областей (Аникин, 1970).

Яйца с погибшими эмбрионами и неоплодотворенные составили 12.9% от числа всех невылупившихся яиц. Наиболее часто неоплодотворенных и неразвившихся яиц в кладке было по одному (табл. 42).

Таким образом, основные причины смертности потомства — разорение гнезд. Среди разорителей наиболее часты: серая ворона, сорока, горностай, сойка, бродячие кошки, белка, человек. Гнезда с птенцами родители бросали только в случае затяжных дождей или длительных штормов с постоянными ливнями. Так, например, 10 июля 1974 г. после дождя, длившегося без перерыва 24 ч, было обнаружено 6 мертвых выводков в гнездах в возрасте от 4 до 7 сут.

9.5. СРЕДНИЕ И ПРЕДЕЛЬНЫЕ СРОКИ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ГНЕЗДОВАНИЯ

Общая средняя продолжительность одной попытки гнездования пары зябликов (с учетом доли погибших

Таблица 40

Число брошенных и разоренных гнезд зябликов

No. of nests loss in the chaffinches

Год	Число гнезд с известной судьбой	Брошенные			Разоренные				Всего	
		без кладки	с кладкой	с птенцами	без кладки	с кладкой	с птенцами	на неизвестной стадии	*n*	% к исходному числу
1959	108	24	13	—	7	21	3	15	83	76.8±4.1
1960	62	12	3	3	4	8	2	—	32	51.6±6.4
1962—1963	45	11	2	—	1	7	3	3	27	60.0±7.4
1964—1965	41	12	2	2	1	7	—	4	28	68.3±7.4
1966—1967	171	32	11	2	2	22	8	32	109	63.7±3.7
1968	69	12	2	—	1	4	2	35	56	81.2±4.7
1969	216	48	17	1	5	34	6	64	175	81.0±2.7
1970—1971	47	5	1	—	1	7	2	19	35	74.5±6.4
1972—1973	34	4	2	1	1	9	2	3	22	64.7±8.2
1974	136	24	10	6	5	25	7	2	79	58.1±4.2
1975	174	36	17	2	9	17	4	11	96	55.2±3.7
1976	175	36	21	5	9	35	8	12	126	72.0±3.3
1977	274	61	24	4	9	33	8	21	160	58.4±2.9
Всего .	1552	317	125	26	55	229	55	221	1028	66.2±1.1

Таблица 41

Выживаемость потомства у зябликов в период насиживания и выкармливания

Eggs loss and nestling mortality in the chaffinch

Год	Число яиц под наблюдением	Число уничтоженных и невылупившихся яиц			Вылупившиеся птенцы		Число погибших птенцов		Птенцы, выжившие до момента кольцевания	
		кладка брошена	гнездо разорено	зародыш погиб или яйцо не оплодотворено	n	% к исходному числу яиц	гнездо разорено	другие причины	n	% к исходному числу яиц
1959	295	60	94	4	137	46.4±2.9	15	5	117	39.7±2.8
1960	157	13	35	15	94	59.9±3.9	9	9	76	48.4±4.0
1962—1963	161	10	34	3	114	70.8±3.4	14	2	98	60.9±3.4
1964—1965	141	6	30	9	96	68.1±3.9	—	16	80	56.7±4.2
1966—1967	427	48	82	35	262	61.4±2.4	36	16	210	49.2±2.4
1968	165	9	18	5	133	80.6±3.1	11	4	118	71.5±3.5
1969	396	48	143	28	177	44.7±2.5	28	11	138	34.8±2.4
1970—1971	64	1	19	—	44	68.7±5.7	9	1	34	53.1±6.2
1972—1973	105	3	47	1	54	51.4±4.8	5	1	48	45.7±4.8
1974	405	23	77	10	295	72.8±2.2	26	39	230	56.8±2.4
1975	410	35	66	22	287	70.0±2.2	15	22	250	61.0±2.4
1976	426	70	111	19	226	53.0±2.4	33	20	173	40.6±2.4
1977	707	70	107	34	496	70.2±1.7	33	44	419	59.3±1.7
Всего . .	3859	396	863	185	2415	62.6±0.7	234	190	1991	51.6±0.8

Таблица 42

Число кладок с неоплодотворенными и неразвившимися яйцами в соотношении с размером кладки

No. of clutches with infertile eggs and eggs with died embryos in relation to clutch size

Число неразвившихся яиц в одной кладке	Число гнезд, содержащих кладку из:			
	3	4		6
1	11	24	76	15
2	2	4	8	4
3	—	1	2	3
4	—	—	—	—
5	—	—	1	—

гнезд, возобновления размножения и успешных случаев гнездования до момента вылета птенцов) определена по формуле, предложенной Риклефсом (Ricklefs, 1973):

$$T_{\text{ср}} = P\ (T + r_s) + Q\ (T_f + r_f),$$

где $T_{\text{ср}}$ — искомая продолжительность; P — доля успешных гнездований; $Q=1 - P$; T — время (сут), требуемое на успешное гнездование (от строительства гнезда до вылета птенцов); T_f — среднее время от начала постройки гнезда до его разорения; r_s и r_f — время перед началом нового гнездования после успешного и соответственно неуспешного гнездования.

Для изучаемой популяции $P=0.34$ (табл. 40), $T = 36.3$ (среднее время постройки гнезда 5.1 сут, пауза между завершением постройки гнезда и появлением первого яйца 2.6 сут, среднее время откладки яиц 4.6, насиживания 12, выкармливания в гнезде 12 сут), $r_s=0$ (в 97% случаев один выводок за сезон), $T_f=10.7$ (по данным наблюдений за 407 гнездами с точной датой разорения и с учетом паузы до появления первого яйца), $r_f=4$ (по данным регистрации нескольких случаев деятельности самок с цветными кольцами). В итоге

$$T_{\text{ср}} = 0.34\ (36.3 + 0) + 0.66\ (10.7 + 4) = 22.04 \text{ сут.}$$

Общая продолжительность наиболее подходящих условий для постройки гнезд и откладки яиц — 60 сут (со второй декады мая по первую декаду июля включительно), в таком случае среднее количество попыток гнездования одной пары равно

$$\frac{60 - T}{T_{\text{ср}}} + 1 = 2.07.$$

Средний размер полной кладки (табл. 38) — 4.64 яйца, а разорение и бросание гнезд приходилось в среднем на 10—11-е сут от начала постройки гнезда, т. е. на стадию 3 отложенных яиц, следовательно, одна самка откладывает за сезон в среднем

$$4.64 + 1.07 \times 3 = 7.85 \pm 0.28 \text{ яиц.}$$

Все данные по фактическим предельным и расчетным средним срокам отдельных стадий и общей продолжительности гнездования представлены в табл. 43 и 44.

Таблица 43

Средние и предельные сроки гнездования зябликов

The onset and the termination of the breeding period

Стадия гнездования	Сроки гнездования		
	самые ранние	самые поздние	средние
Начало постройки гнезда	30 IV (1959)	9 VII (1977)	20 V
Откладка первого яйца	8 V (1959)	11 VII (1977)	27 V
Начало вылупления	26 V (1975)	28 VII (1977)	11 VI
Вылет птенцов	5 VI (1974)	3 VIII (1974)	22 VI

Таблица 44

Продолжительность стадий гнездования зябликов, сут

Duration of the nesting stages of the chaffinches, days

Продолжительность	Постройка гнезда	Пауза между завершением постройки и откладкой первого яйца	Откладка яиц	Насиживание	Выкармливание в гнезде
Максимальная	8	14	6	16 **	14
Минимальная	3	0	3	11	10
Средняя *	5.1	2.6	4.6	12	12

* Средняя продолжительность одного успешного гнездования — 36.3 сут, одного неуспешного гнездования — 10.7, одной попытки гнездования, включая успешные, — 22.0, всех попыток гнездования одной пары до вылета птенцов — 47.7 сут.

** В одном случае самка насиживала кладку из 5 неоплодотворенных яиц 21 сут.

9.6. СМЕРТНОСТЬ И ВОЗРАСТНО-ПОЛОВОЙ СОСТАВ ИЗУЧАЕМОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Показатели смертности и возрастно-половая структура были определены на основе данных первого отлова, кольцевания и повторных отловов в последующие годы. Исходной предпосылкой для расчета показателей смертности взрослых зябликов послужило

ежегодное возвращение их для гнездования на ту же самую территорию. Ежегодная выживаемость определялась отношением количества вернувшихся в последующие годы к количеству окольцованных взрослых особей в период гнездования. Не все птицы, живущие на изучаемой территории, каждый год заходили в ловушки, поэтому во избежание ошибки учитывались данные по особям, окольцованным не позднее чем за 5 лет до обработки материала. Не пойманные в течение 5 лет и позже после последнего отлова считались погибшими. Из общего количества 2105 повторных отловов в последующие после кольцевания годы и 3198 поимок птиц в один и тот же сезон (до конца 1977 г.) для демографического анализа использованы данные о 1775 особях, окольцованных за 1958—1972 гг. Поскольку многие из этих особей ловились в течение нескольких лет, суммарно они составили 3825 членов популяции, входивших в ее состав на протяжении 1958—1977 гг.

Для взрослых зябликов средняя ежегодная смертность (m), смертность особей каждого возраста (m_x) и средняя ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни (e_x) определялись по формулам (Lack, 1954; Haldane, 1955; Ricklefs, 1973; Паевский, 1974, 1977а):

$$m_x = \frac{d_x}{l_x}; \quad m = \frac{\sum d_x}{\sum x d_x}; \quad \delta = m\sqrt{\frac{1-m}{\sum d_x}}; \quad e_x = \frac{\sum\limits_x l_x}{l_x} - 0.5,$$

где l_x— количество живых особей возраста x, d_x — количество погибших особей возраста x.

В таблице смертности зябликов (табл. 45) представлены все расчетные материалы основных демографических показателей. Коррекция цифр, уклоняющихся от средних теоретически ожидаемых по критерию соответствия χ^2, не производилась, поэтому приведены только фактические цифры. Полученные данные были разделены на 2 основные группы в зависимости от точности определения возраста при кольцевании. В свою очередь эти группы были разделены по годам кольцевания, поскольку, как будет показано далее, в 1958—1863 гг. численность популяции возрастала, а в 1964—1972 гг. снижалась. Для удобства сравнения полученных величин смертности проанализируем их отдельно (табл. 46).

В соответствии с представленными в табл. 46 данными можно наметить три тенденции: 1) смертность самок была чуть выше смертности самцов, 2) смертность птиц была выше в годы возрастания численности и уменьшалась в годы снижения численности, 3) величины смертности, полученные для птиц не установленного при кольцевании возраста, ниже, чем для птиц, окольцованных в молодом возрасте; однако все эти различия были статистически недостоверны. Тем не менее следует сказать, что третья из перечисленных тенденций несомненно вызвана попаданием в группу годовалых птиц большого количества особей старших возрастов, соответственно и показатели остальных возрастных групп прогрессивно

Таблица 45

Смертность взрослых зябликов[1]

Mortality rates of adult chaffinches

Возраст, годы (x)	1958—1963 гг.						1964—1972 гг.					
	l_x		d_x		m_x		l_x		d_x			
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
												Окольцованные
1	202	194	111	112	0.549	0.577	241	181	131	100	0.543	0.552
2	91	82	43	40	0.472	0.487	110	81	49	37	0.445	0.456
3	48	42	20	20	0.416	0.476	61	44	25	19	0.409	0.431
4	28	22	11	9	0.392	0.409	36	25	14	11	0.388	0.440
5	17	13	5	5			22	14	11	5		
6	12	8	7	5			11	9	2	3		
7	5	3	3	3			9	6	5	5		
8	2	0	0	0	0.414	0.541	4	1	2	1	0.458	0.466
9	2	0	0	0			2	0	2	0		
10	2	0	1	0			0	0	0	0		
11	1	0	1	0			0	0	0	0		
Σ	410	364	202	194	0.492 ± ± 0.025	0.532 ± ± 0.026	496	361	241	181	0.485 ± ± 0.022	0.501 ± ± 0.026
												Окольцованные как взрослые
1	236	241	118	116	0.500	0.481	285	195	111	82	0.389	0.420
2	118	125	49	54	0.415	0.432	174	113	70	46	0.402	0.407
3	69	71	27	29	0.391	0.408	104	67	39	26	0.375	0.388
4	42	42	14	20	0.333	0.476	65	41	29	19	0.446	0.463
5	28	22	12	5	0.428		36	22	22	10	0.611	0.454
6	16	17	7	13			14	12	9	7		
7	9	4	7	2		0.478	5	5	2	2		
8	2	2	1	1	0.551		3	3	2	1	0.608	0.545
9	1	1	0	1			1	2	1	2		
10	1	0	1	0			0	0	0	0		
Σ	522	525	236	241	0.452 ± ± 0.022	0.459 ± ± 0.022	687	460	285	195	0.414 ± ± 0.019	0.423 ± ± 0.023

[1] l_x — количество живых птиц возраста x; d_x — количество погибших птиц возраста x; возраста x.

искажаются. В связи с этим далее мы используем только показатели, полученные от птиц с точно установленным при кольцевании возрастом.

Таким образом, средняя ежегодная смертность взрослых зябликов для всей изучаемой популяции равна 0.501 ± 0.012, или 50.1 ± ± 1.2% (у самцов 48.9 ± 1.7%, у самок 51.7 ± 1.8%). Средняя ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни (e_x) птиц, доживших до начала следующего после рождения сезона размножения, составляет 1.54 года для самцов и 1.43 года для самок. Смертность годовалых птиц, т. е. птиц в возрасте от 1 до 2 лет, равна 55.5 ± ± 1.5% (54.6% у самцов и 56.5% у самок); она выше смертности остальных возрастных групп (различия достоверны при $p < 0.05$).

Всего за 1958—1972 гг.									
l_x				d_x		m_x			
♂♂		♀♀							
n	%	n	%	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
в возрасте pull. и juv.									
443	48.9 ± 1.6	375	51.7 ± 1.8	242	212	0.546	0.565	1.54	1.43
201	22.2 ± 1.4	163	22.5 ± 1.5	92	77	0.458	0.472	1.80	1.65
109	12.0 ± 1.1	86	11.9 ± 1.2	45	39	0.413	0.453	1.90	1.67
64	7.1 ± 0.9	47	6.5 ± 0.9	25	20	0.391	0.425	1.89	1.65
39	4.3 ± 0.7	27	3.7 ± 0.7	16	10			1.78	1.50
23	2.5 ± 0.5	17	2.3 ± 0.6	9	8			1.67	1.09
14	1.5 ± 0.4	9	1.2 ± 0.1	8	8			1.43	0.61
6	0.7 ± 0.3	1	0.1 ± 0.1	2	1	0.438	0.500		
4	0.4 ± 0.2	0		2	0				
2	0.2 ± 0.1	0		1	0			0.50	0.50
1	0.1 ± 0.1	0		1	0				
906		725		443	375	0.489 ± ± 0.017	0.517 ± ± 0.018	1.54	1.43
неизвестного точного возраста									
521	43.1 ± 1.5	436	44.3 ± 1.6	229	198	0.439	0.454	1.82	1.76
292	24.1 ± 1.3	238	24.2 ± 1.4	119	100	0.407	0.420	1.85	1.81
173	14.3 ± 1.0	138	14.0 ± 1.1	66	55	0.381	0.398	1.79	1.75
107	8.8 ± 0.8	83	8.4 ± 0.9	43	39	0.402	0.470	1.58	1.58
64	5.3 ± 0.7	44	4.5 ± 0.7	34	15			1.31	1.54
30	2.5 ± 0.5	29	2.9 ± 0.6	16	20			1.23	1.09
14	1.2 ± 0.3	9	0.9 ± 0.4	9	4	0.552	0.490		
5	0.4 ± 0.2	5	0.5 ± 0.3	3	2				
2	0.2 ± 0.1	3	0.3 ± 0.2	1	3			0.50	0.50
1	0.1 ± 0.1	0		1	0				
1209		985		521	436	0.431 ± ± 0.014	0.443 ± ± 0.016	1.82	1.76

e_x — средняя ожидаемая продолжительность дальнейшей m_x — смертность птиц

Уровень стабильности смертности разных возрастных групп среди взрослых птиц, проверенный по критерию χ^2 при $d.f.=9$, не всегда соответствует теоретически ожидаемому. Отклонения вызваны повышенной смертностью годовалых птиц, а также недостаточно репрезентативным соотношением числа особей старше 5 лет. Тем не менее общий характер выживания, как будет показано далее (рис. 69), достаточно близок к таковому у видов и популяций с постоянным коэффициентом повозрастной смертности.

Возрастно-половая структура популяции (рис. 65) рассчитана исходя из величин l_x за 1958—1972 гг. (см. табл. 45). В период от весеннего прилета до вылупления птенцов половину всей популяции составляют годовалые особи, т. е. птицы, впервые участвующие

Таблица 46

Сравнение показателей смертности взрослых зябликов по годам кольцевания, группам птиц с точно и неточно известным возрастом и по полу

Comparison of mortality rates of adult chaffinches in relation to years of banding, to accuracy of age determination and to sex

Группы птиц при кольцевании	Годы	Смертность, %	
		♂♂	♀♀
С точно известным возрастом	1958—1963	49.2 ±2.5	53.2 ±2.6
	1964—1972	48.5 ±2.2	50.1 ±2.6
	1958—1972	48.9 ±1.7	51.7 ±1.8
Неизвестного точного возраста	1958—1963	45.2 ±2.2	45.9 ±2.2
	1964—1972	41.4 ±1.9	42.3 ±2.3
	1958—1972	43.1 ±1.4	44.3 ±1.6

в размножении. Птиц в возрасте от 2 до 3 лет 22%, от 3 до 4 лет — 12% и т. д. На каждую тысячу зябликов приходится 8 особей старше 7 лет.

Самцы в популяции составляют 55.5%. Превышение числа самцов по сравнению с самками отмечено и для пролетных популяций зябликов (Паевский, 1969б). Определить долю неразмножающихся особей удалось только для самок. Из 638 самок, пойманных и просмотренных в разгар гнездового периода за последние годы, 22 особи (3.4%) не имели наседных пятен (из них 3.8% годовалых и 3.2% старших возрастов).

Возрастной состав брачных пар удалось установить на основании цветного кольцевания в 22 случаях:

♂ ad + ♀ ad . . . 10 гнезд
♂ ad + ♀ sad 8 гнезд
♂ sad + ♀ sad . . . 3 гнезда
♂ sad + ♀ ad 1 гнездо

За исключением последнего из приведенных гнезд, где самка была старше самца на 4 или более лет, в 11 случаях, когда был известен возраст птиц, самцы были старше самок: на один год — в 5 случаях и на большее число лет — в 6 случаях.

Особый интерес представляет сравнение показателей смертности взрослых птиц, появившихся на свет из ранних и поздних выводков и в годы, разные по общим срокам гнездования популяции. Разделение изученных лет на ранние (1961, 1963—1964, 1966—1967, 1971—1972 гг.), средние (1959—1960, 1962, 1968 гг.) и поздние (1965, 1969—1970 гг.) произведено на основании сроков массового отлова молодых зябликов в эти годы. Граница между ранними и поздними выводками устанавливалась отдельно для каждого года по средней дате кольцевания птенцов в гнездах.

Анализ этих данных по всем возможным подразделениям сроков вылупления приведен в табл. 47.

Оказалось, что во многих случаях смертность взрослых птиц, появившихся из ранних выводков или в годы, относимые к ранним по срокам гнездования, выше, чем смертность взрослых птиц,

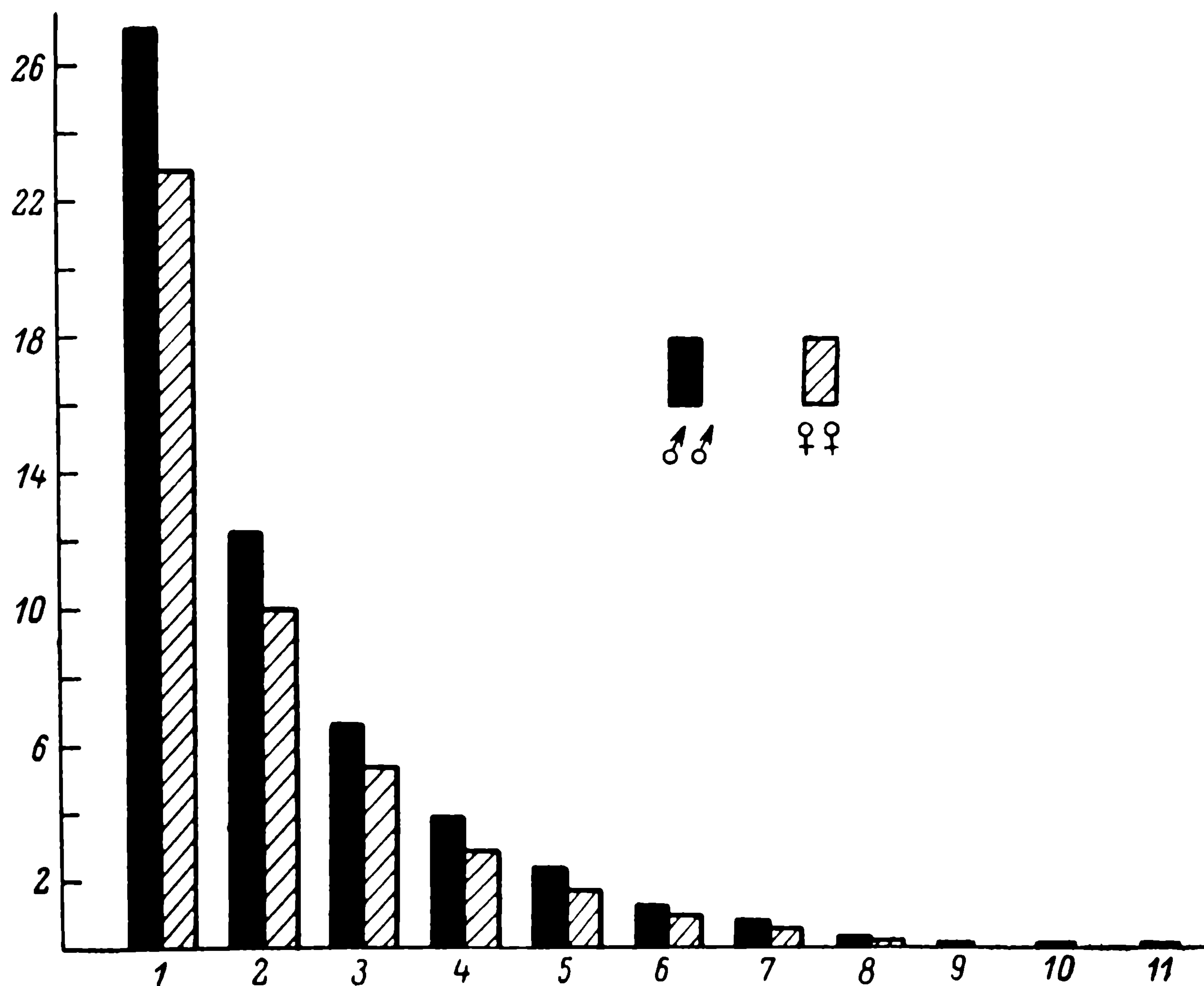


Рис. 65. Половой и возрастной состав популяции зябликов в период от весеннего прилета до вылупления птенцов.

Суммарные данные за 1958—1972 гг. по особям, окольцованным как pull. и juv. ($n=1631$). *По оси абсцисс* — возраст, годы; *по оси ординат* — доля от общего количества, %

Sex and age composition of the studied chaffinch population during period from spring arrival to egg hatching.

Data over 1958—1972 for the birds banded as pull. and juv ($n=1631$). *Abscissa* — age, years; *ordinate* — per cent of total number.

появившихся из средних и поздних выводков (различия достоверны при $p < 0.01$). Наиболее высокой выживаемость оказалась у особей, появившихся из поздних выводков в годы, относимые к ранним по срокам размножения, и из ранних выводков в годы, считающиеся поздними по срокам размножения. Между тем во многих публикациях последних лет указывается, что у разных видов птиц поздно родившиеся особи в большей степени подвержены гибели, чем рано родившиеся (Соколов, 1975). Более того, анализ сроков возвращения молодых окольцованных зябликов Куршской

Таблица 47

Различия в смертности взрослых зябликов, окольцованных в молодом возрасте из ранних и поздних выводков и в годы, разные по срокам гнездования

Differences in mortality rates of adult chaffinches banded as juv. and pull. from early and late broods

Возраст, годы (x)	Окольцованные как juv. + pull.						Окольцованные как pull.								Окольцованные как pull. в разные годы									
	РГ		СГ		ПГ		РВ				ПВ				РВ, РГ		РВ, СГ		РВ, ПГ		ПВ, РГ		ПВ, СГ + ПГ	
							♂♂		♀♀		♂♂		♀♀											
	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x	l_x	d_x
1	461	278	242	126	108	52	69	39	50	26	13	7	11	8	57	37	37	18	25	10	15	10	9	5
2	183	89	116	58	56	21	30	14	24	14	6	2	3	—	20	12	19	11	15	5	5	1	4	1
3	94	46	58	23	35	13	16	5	10	3	4	2	3	—	8	1	8	3	10	4	4	1	3	1
4	48	15	35	21	22	8	11	6	7	2	2	—	3	1	7	4	5	3	6	1	3	—	2.	1
5	33	12	14	7	14	5	5	2	5	2	2	—	2	—	3	1	2	1	5	2	3	—	1	—
6	21	9	7	6	9	—	3	1	3	1	2	1	2	1	2	1	1	—	3	1	3	1	1	1
7	12	7	1	1	9	7	2	2	2	1	1	—	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	—	—
8	5	1	—	—	2	2	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—
9	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Σ	864	461	473	242	255	108	136	69	10	50	31	13	25	11	98	57	73	37	67	25	36	15	20	9
m	0.533 ± ±0.017		0.511 ± ±0.023		0.423 ± 0.031		0.507 ± ±0.042		0.490 ± ±0.049		0.419 ± ±0.088		0.440 ± ±0.099		0.582 ± ±0.050		0.507 ± ±0.058		0.373 ± ±0.059		0.417 ± ±0.082		0.450 ± ±0.111	

Примечание. РГ — годы с ранним гнездованием, СГ — со средним, ПГ — с поздним гнездованием; РВ — ранние выводки, ПВ — поздние выводки; l_x — количество живых, d_x — количество погибших; m — смертность.

косы в район своего рождения выявил превышение процента возвратившихся птиц из ранних выводков по сравнению с поздними в 2 раза; это различие было предположительно связано с более высокой смертностью птиц из поздних выводков (Соколов, 1975).

Для объяснения полученных нами различий следует еще раз подчеркнуть, что они относятся к взрослым особям. Обнаружить точные различия в смертности молодых птиц в период, непосредственно следующий за их вылетом из гнезд, невозможно; смертность молодых птиц, как будет показано далее, вычисляется косвенно и для всей популяции в целом. Можно предположить, что меньшее количество возвратившихся птиц из поздних выводков по сравнению с ранними действительно объясняется их повышенной смертностью, однако только в первые месяцы жизни. Среди всех впервые приступивших в размножению птиц большее количество представлено особями из ранних выводков и меньшее — из поздних. В дальнейшем более высокая смертность наблюдается у птиц из ранних выводков. Особи же из поздних выводков уже подверглись более суровой выбраковке в первые месяцы жизни, поэтому среди оставшихся в живых должно быть относительно большее число наиболее конкурентноспособных птиц, нежели в группе птиц из ранних выводков.

Приведенное объяснение подтверждается также и тем, что наибольшая выживаемость свойственна птицам из поздних выводков в ранние по размножению годы и из ранних выводков в поздние по размножению годы. Иначе говоря, наименьшей смертности подвержены взрослые особи, появившиеся на свет в оптимальные для гнездования сроки.

Величина смертности молодых птиц от вылета из гнезд до начала нового сезона размножения определена косвенным путем, исходя из предположения об одинаковом числе размножающихся пар в разные годы. Цифра эта весьма приблизительна, поскольку, как будет показано далее, общая численность изучаемой популяции на протяжении всего периода исследования (1961—1976 гг.) была подвержена колебаниям. Число ежегодно погибающих взрослых птиц в популяции должно быть равно числу впервые размножающихся птиц. Поэтому выживаемость молодых определяется путем вычисления соотношения величины смертности взрослых и числа слетков, приходящихся на одну особь из родительской пары (Паевский, 1977а):

$$s_0 = \frac{n_1 m}{n_2},$$

где s_0 — искомая выживаемость молодых; m — среднегодовая смертность взрослых; n_1 — число птиц-родителей; n_2 — число их птенцов, нормально покинувших гнездо. Отношение n_1/n_2, вообще говоря, может быть получено, исходя лишь из числа птенцов, вылетевших из определенного числа гнезд. Однако число гнезд бывает значительно выше числа родительских пар, и тогда мы

получим заниженную величину смертности молодых, как это произошло в предыдущем исследовании по демографии изучаемой популяции (Паевский, Виноградова, 1974). Для определения числа слетков, приходящихся на одну особь из родительской пары, проще пользоваться средним числом птенцов в выводке, которое в момент кольцевания равно 3.95. Если из гнезд вылетят все окольцованные птенцы, то их выживаемость при средней смертности взрослых 50.1% составит 0.254, т. е. 25.4%, а смертность — 74.6%. Однако, как уже говорилось, из 212 учтенных до вылета птенцов погибло 47. Приняв такую же величину смертности (0.222) для среднего количества птенцов в гнезде в момент кольцевания, получаем, что в среднем на каждую пару гнездящихся зябликов вылетают 3.08 птенца. Тогда выживаемость молодых от вылета до следующего сезона размножения равна 0.325, т. е. 32.5%, а смертность — 67.5%. Учитывая то обстоятельство, что птенцов кольцевали на гнездах в разном возрасте (от 7 до 13 сут), и они, следовательно, были в разной степени подвержены возможности гибели до вылета, можно принять, что реальные границы величины среднегодовой смертности молодых птиц будут составлять 68—74%.

9.7. МНОГОЛЕТНЯЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Многолетние изменения численности изучаемой популяции проанализированы на основании изменений ежегодного числа зябликов, пойманных одними и теми же ловушками (двумя) в одно и то же время года (июнь, июль). Ранее, на материалах отлова 40 видов птиц на Куршской косе в сравнении с подобными материалами из других стран Европы было показано, что применяемый способ отлова обеспечивает вполне достоверный учет изменений численности (Дольник, Паевский, 1976а, 1979).

На рис. 66, *а*, *б* представлены тенденции изменения численности птиц изучаемой популяции и пролетных по косе зябликов. Почти полное совпадение этих тенденций у местных и пролетных птиц продолжалось до 1970 г., затем же численность пролетных птиц прогрессивно увеличивалась, достигнув исходного максимального уровня, а численность местных птиц продолжала снижаться до 1973 г. Материалы отлова за 1958 и 1959 гг., не взятые для точного анализа вследствие разновременности работы ловушек, подтверждают тем не менее нарастание численности изучаемой популяции в 1958-1963 гг. Таким образом, в течение 6 лет наблюдений популяция проявляла тенденцию к увеличению численности, а в течение последующих 13 лет — к ее снижению, несмотря на отдельные кратковременные колебания.

Синхронность изменений численности местных и пролетных птиц, не только зябликов, но и многих других видов, совпадение этих изменений с изменениями численности в других странах Европы, а также анализ этих явлений у видов с разным трофическим

уровнем и разными местообитаниями привели к предположению о существовании у рассмотренных видов естественных циклов численности (Дольник, Паевский, 1979).

Четких и достоверных различий в смертности и плодовитости в годы увеличения и годы снижения численности нами не обнаружено. В целях более детального анализа рассмотрим отдельно ко-

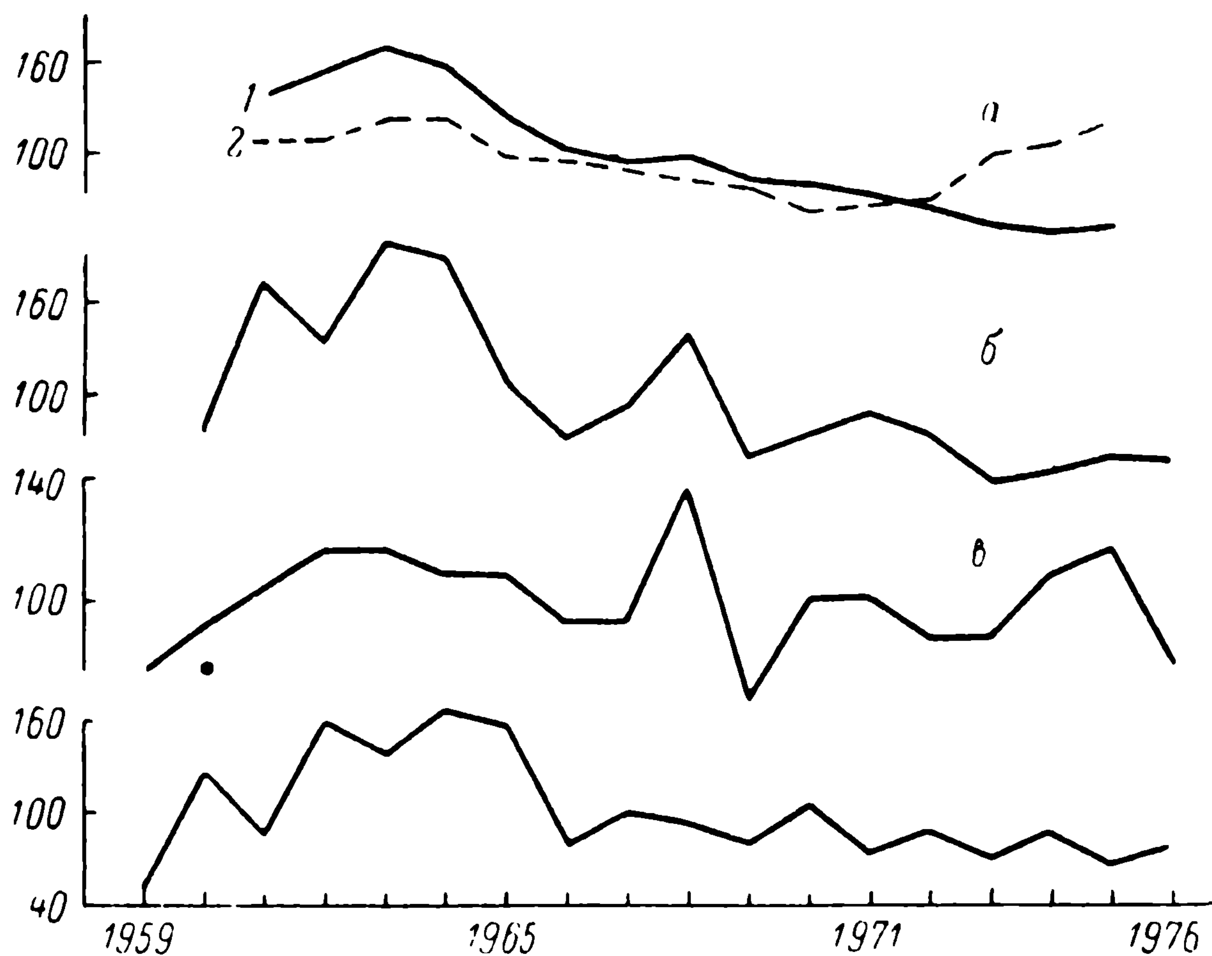


Рис. 66. Изменения численности изучаемой популяции в сравнении с изменением численности пролетных зябликов и с успешностью размножения (по данным за 1959—1976 гг.).

а — местные птицы (*1*), $n=7874$, и пролетные (*2*), $n=275\ 205$ (кривые выравнены методом скользящей средней (Плохинский, 1961)); *б* — местные птицы, невыравненная кривая; *в* — ежегодные колебания успешности размножения (см. табл. 41); *г* — вариации числа взрослых самок в гнездовой период ($n=1899$). *По оси ординат* — процент от средней многолетней величины.

Comparison between numbers fluctuations in the study population, numbers fluctuations in transit birds and the reproductive success (1959—1976).

а — local birds (*1*), $n=7874$, and transit birds (*2*), $n=275\ 205$ (the curves are smoothed by weighted mean); *б* — local birds, unsmoothed curve; *в* — yearly variations of reproductive success (see table 41); *г* — number variations of adult females in nesting period ($n=1899$). *Ordinate* — per cent of all years average.

лебания численности взрослых самок в сопоставлении с таковыми всей популяции и с успешностью гнездования в эти годы (рис. 66, *б*, *в*, *г*). Тенденции изменения успешности гнездования весьма синхронны с изменениями численности всей популяции. В то же время численность размножающихся самок после нарастания и спада в 1959—1966 гг. оставалась в течение 11 лет (1966—1976 гг.) приблизительно на одном уровне. Эти различия свидетельствуют в пользу того, что вариации общей численности популяции по крайней мере за 1966—1976 гг. происходили лишь за счет различий воспроизводства последней, обнаруживаемых в конце летнего периода. Таким образом, есть все основания полагать, что регуля-

ция численности изучаемой популяции зависит от ее плотности в послегнездовой период и осуществляется благодаря колебаниям смертности молодых птиц в период от вылета из гнезд до начала нового сезона размножения. Корректирующим механизмом такой регуляции могут служить и изменения в смертности взрослых птиц, которые обнаруживаются лишь в периоды действительного изменения числа размножающихся пар (смертность в годы увеличения численности, как было показано, несколько превышала смертность в годы ее снижения, но эти различия слишком малы по сравнению с теоретически возможными в том случае, если бы регуляция осуществлялась только за счет выживания взрослых).

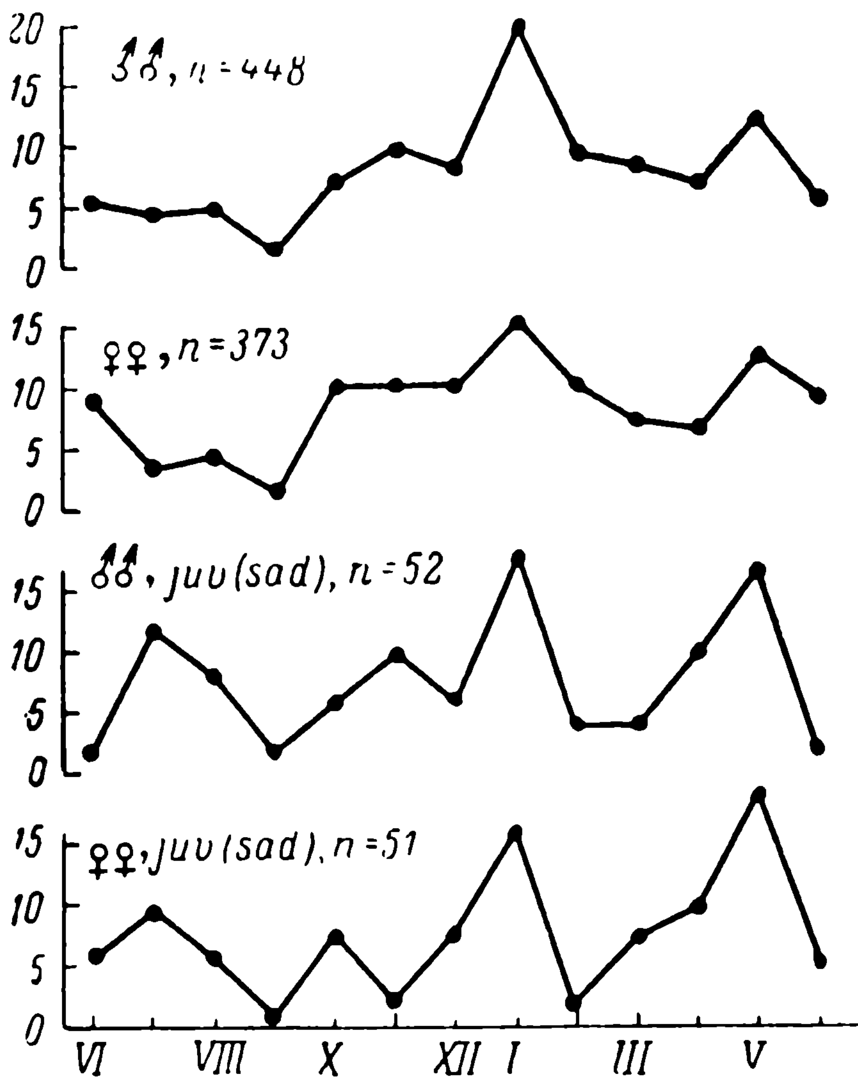


Рис. 67. Помесячное распределение количества погибших зябликов (по данным кольцевания пролетных и местных птиц за 1957—1974 гг.).

По оси ординат — доля от общего количества погибших птиц, %

Monthly variations of death rate in chaffinches according to recovery data.

Ordinate — per cent distribution of died bird numbers.

Природа факторов, влияющих на рождаемость в изучаемой популяции, нам неизвестна. Если рождаемость не зависит от плотности популяции, но варьирует под воздействием внешних условий, то при зависимой от плотности смертности равновесный размер популяции определяется внешними условиями и может быть разным (Уильямсон, 1975). Иначе говоря, достаточную устойчивость популяция сохранит и при разной численности размножающихся пар. По-видимому, именно такова изучаемая нами популяция зябликов.

Рассмотрим теперь сезонную динамику численности зябликов Куршской косы. Предварительно в результате находок погибших и убитых окольцованных зябликов была определена степень смертности в разные месяцы года. Определение это проведено по суммарным данным кольцевания пролетных и местных зябликов, поскольку особи изучаемой популяции зимуют в тех же областях, что и пролетные через Куршскую косу (см. 7.3). Результаты оказались весьма сходными для разных возрастно-половых групп (рис. 67). Наибольшая смертность наблюдалась в январе и мае, наименьшая — в сентябре. Энергетическая устойчивость зяблика (гл. 2) минимальна в мае. Молодые птицы в гораздо большей степени,

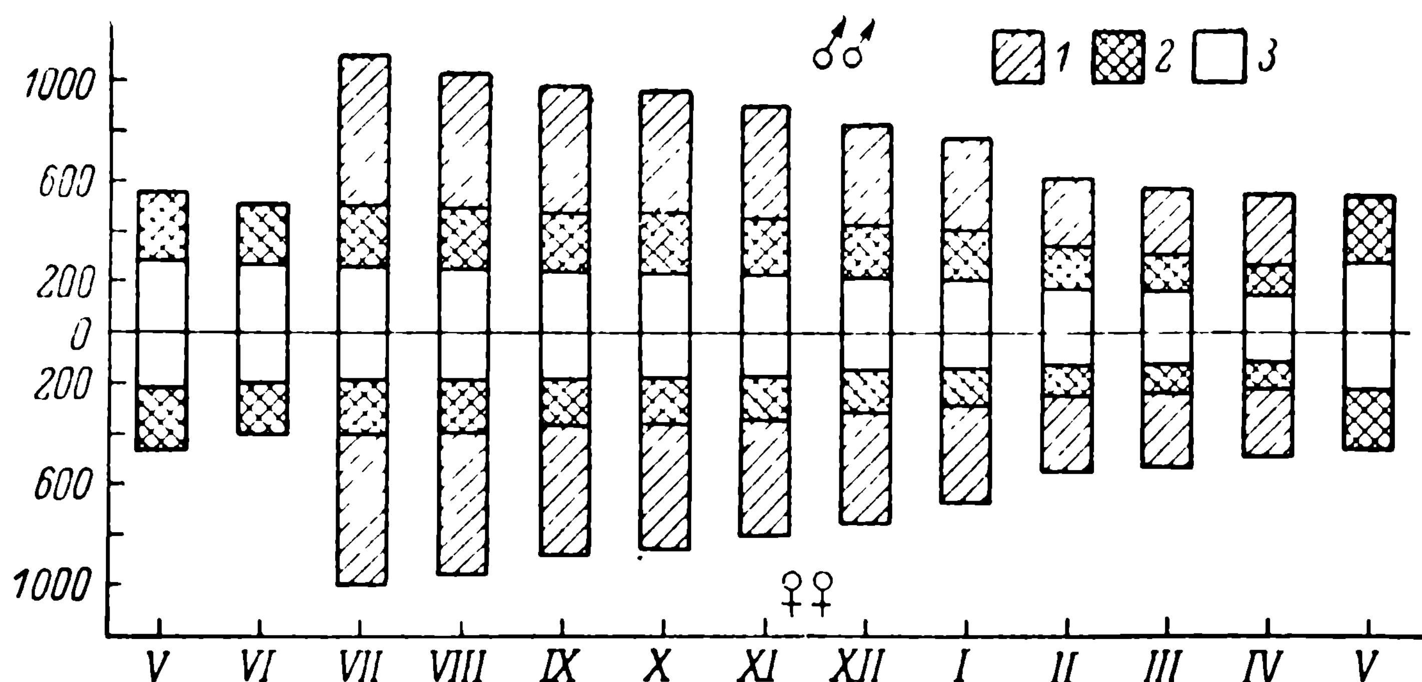


Рис. 68. Сезонная динамика численности популяции зябликов.

1 — птицы в возрасте 1—10 мес; *2* — птицы в возрасте 11—22 мес; *3* — птицы в возрасте более 22 мес. *По оси ординат* — количество птиц.

Seasonal dynamics of chaffinch population.

1 — birds of 1—10 months old; *2* — birds of 11—22 months old; *3* — birds of more than 22 months old. *Ordinate* — bird numbers.

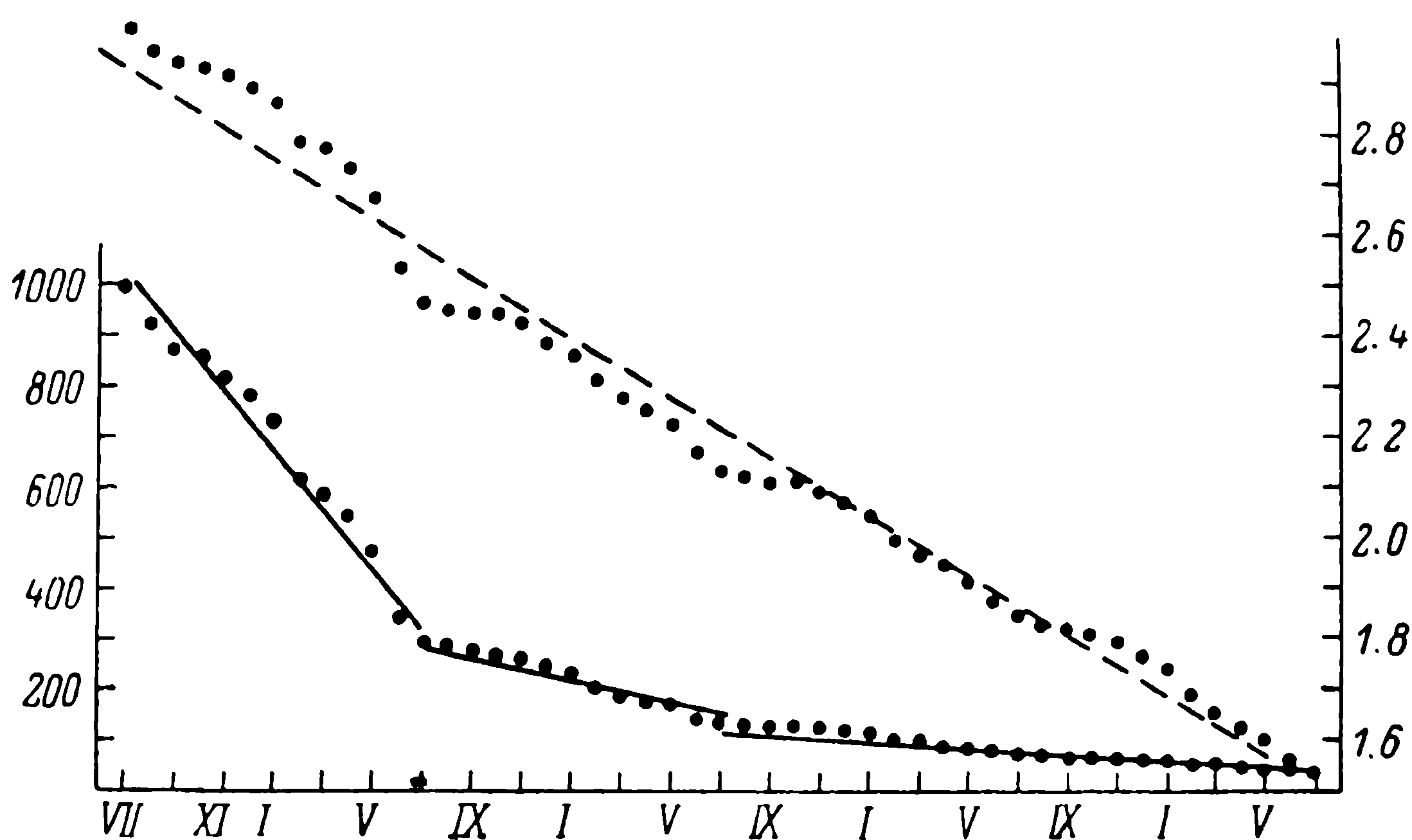


Рис. 69. Кривая выживания зябликов.

По оси ординат: *слева* — количество птиц (N), *справа* — lg N.

Survival curve of chaffinches.

Ordinate: *left* — bird numbers (N,) *right* — lg N.

чем взрослые, гибнут в июле и августе; кроме того, майский пик смертности у молодых птиц столь же велик, как и январский, тогда как у взрослых он менее выражен. Повышенная смертность молодых птиц в мае (перед началом или в начале гнездования) — дополнительное подтверждение саморегуляции численности путем элиминации лишних особей.

На основе всех демографических средних показателей (смертности взрослых самцов и самок, смертности молодых особей, возрастно-полового соотношения в период размножения, среднего количества вылетевших из гнезд птенцов, сезонных различий в смертности) была представлена общая картина сезонной динамики численности и возрастно-половой структуры (рис. 68).

На рис. 69 представлена кривая выживания теоретической когорты из 1000 особей, вылетевших из гнезд в июне—июле. Она рассчитана, исходя из повозрастной смертности с учетом ее различий в разные месяцы года, и представлена в обычном линейном (слева) и в логарифмическом (справа) масштабе. В линейном масштабе наблюдаются четкие различия в наклоне кривой для птиц в возрасте первого, второго и последующих лет жизни. В логарифмическом же масштабе кривая почти полностью соответствует одной из теоретических кривых (диагональной прямой), полученных таким же способом для птиц с одинаковым коэффициентом повозрастной смертности в течение жизни (Deevey, 1947). Следовательно, способность к выживанию в изучаемой популяции в целом можно приближенно характеризовать диагональной прямой с обратной зависимостью между временем и числом выживших птиц. Надо, однако, иметь в виду, что в реальной популяции соотношение числа особей разных возрастных групп будет иным, чем по данному графику, так как после каждого следующего июня к выжившим добавляются особи следующей генерации.

В самом грубом приближении сезонную динамику популяции можно представить в виде такой схемы:

2 птицы + 8 яиц — 4 яйца ⟶ 2 птицы + 4 птенца — 1 птенец ⟶ 2 ad +
+ 3 juv — 1 ad — 2 juv ⟶ 2 птицы.

Следует подчеркнуть, что несмотря на общее снижение численности в последние годы, все остальные демографические показатели куршской популяции зябликов достаточно типичны и для популяций многочисленных видов воробьиных, обитающих в середине видового ареала.

Глава 10

БЮДЖЕТ ВРЕМЕНИ И ПОВЕДЕНИЕ ЗЯБЛИКА В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

THE TIME BUDGET AND BEHAVIOUR OF THE CHAFFINCH IN THE NEST PERIOD

ABSTRACT

1. The categorized activities of color-banded male and female chaffinches were timed and recorded during 1108 hr of field observation at Kurische Nehrung on the next phases of reproductive periods: pre-nesting, pair formation, nest-building, egg-laying, incubation and feeding of the young. From these data the time budgets were constructed on a diurnal basis.

2. Both male and female take part in territory defence, feeding of youngs. The male sometimes takes part in the nest-site examination. However, the main role of the male is territorial defence and maintenance of the female, and the main role of the female is nest-building and parental behaviour (see tables 1 and 2).

3. An average time spent in reproductive activities is 4.84 hr per day. The largest part of reproductive activities was territorial behaviour, it consists of singing, rain calls, alarm, patroling of territory and fightings (67.4) and escorting of the female (15.1).

4. An average time spent by female in reproductive activities is 8.32 hr per day (without incubation and brooding during nighttime). The largest part of reproductive activities is parental behaviour (incubation, brooding, feeding of youngs: 82.0).

5. An average size of the nesting territory is 1349 ± 182 m ^{2}.

6. An average number of the neighbours is 4.1.

7. An average duration of nest-building period is 5.1 days.

8. Duration of family groups remaining is about 29 days.

10.1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Поведение зябликов в естественных условиях изучалось путем наблюдения из шалашей-засидок, устанавливаемых за несколько дней до начала наблюдений на гнездовой территории самцов, помеченных цветными кольцами. Конструкция шалаша, сделанного по типу раскладного зонта на четырех стойках, позволяла

наблюдателю в случае необходимости медленно перемещаться по территории, не выходя из укрытия и не вызывая беспокойства у птиц. При помощи секундомера отмечалось время, затраченное на различные формы поведения (перечень см. в табл. 48 и 49). При этом внутри некоторых форм дифференцировались следующие типы активности: а) спокойное сидение (исходная поза) (рис. 70, *I*), б) сидение с нахохленным оперением (рис. 70, *II* и 36), в) «поза готовности» — сидение с прижатыми перьями (рис. 70, *III*), г) ходьба, д) перепархивание, е) полет (транспортный), ж) зависание в воздухе.

Следует отметить, что «поза готовности» — собирательный термин. Она включает в себя позу приготовления к полету, прыжку и т. п. Сюда входят также позы, принимаемые птицей во время испуга, проявления исследовательской активности (рис. 35) и ориентировочной реакции.

По данным прямого хронометража составлялся суточный бюджет времени в различные фазы гнездового периода. В ранневесенний период проводились главным образом маршрутные наблюдения в разное время суток. В этом случае бюджет времени составлялся несколько иначе. Регистрировались все особи с цветными кольцами или другими метками, указывающими на их принадлежность к местной популяции, и описывалось их поведение. При обработке процент особей, которые проявляли какой-либо определенный тип активности, принимали за процент суточного бюджета времени, проводимого модельной особью за данным занятием. Например, если из 100 встреченных самцов 37 пели, принималось, что 37% светлого времени суток, т. е. 4.76 ч, самцы в данную фазу поют. Несомненно, при таком методе завышается процент времени, отводимого под формы поведения с интенсивной вокализацией, однако он хорошо дополняет метод стационарных наблюдений, так как позволяет даже одному наблюдателю получать информацию о большом количестве особей в относительно короткий промежуток времени.

Материал собран в следующем объеме.

1. Во время маршрутных наблюдений зарегистрированы 173 встречи меченых самцов.

2. Стационарные наблюдения в различные фазы гнездового периода проведены на следующем количестве участков:

Фаза гнездового периода	Число наблюдаемых пар	Время наблюдений, ч
Гнездостроение	2	32
Откладка яиц	4	162
Насиживание	11	266
Выкармливание птенцов .	11	648

В послегнездовой период наблюдения за выводками велись без количественного учета.

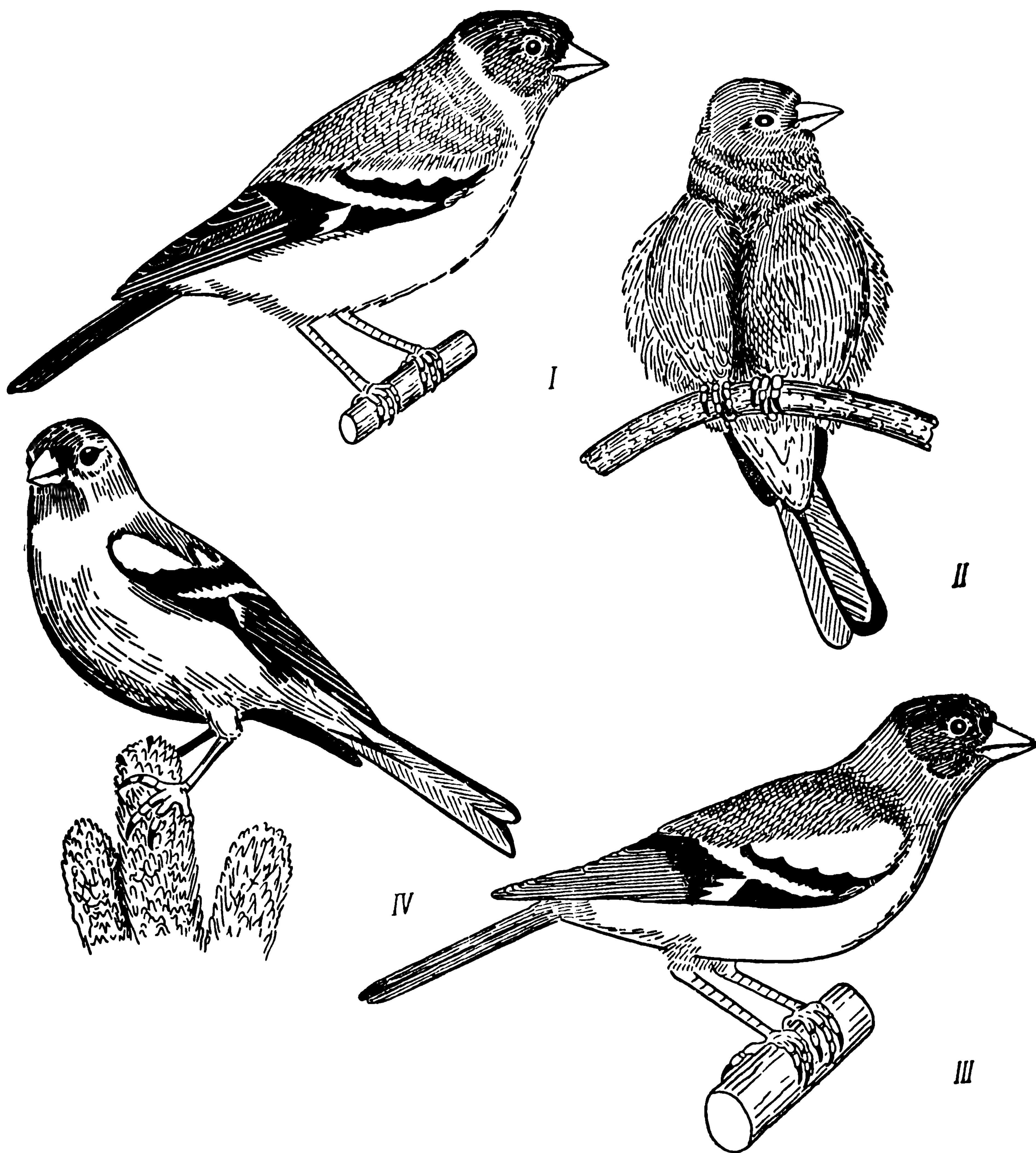


Рис. 70. Позы зяблика во время сидения

I — спокойная поза, *II* — дневной отдых. Оперение взъерошено. *III* — поза готовности к действию. Тело почти горизонтально, оперенние плотно прижато, открыто белое пятно на плече. Лапы согнуты больше, чем в позе *I*, шея слегка вытянута. *IV* — поза готовности к действию при патрулировании территории. Посадка более вертикальная, чем в позе *III*, ноги выпрямлены, белое пятно на плече открыто, оперение прижато, шея слегка вытянута.

Postures of sitting chaffinch

I — calm posture; *II* — resting during day-time (sitting drowsly); *III* — posture of ready to action (sitting alert); *IV* — inspection of territory (sitting alert).

Таблица 48

Бюджет времени (ч/сут) самца зяблика в период гнездования

Time budget (hr per day) of the chaffinch male in the nest period

Формы поведения	Предгнездовой период: до прилета самок	Предгнездовой период: после прилета самок	Гнездостроение	Откладка яиц	Насиживание	Выкармливание птенцов (возраст в сут): 1	3	5	7	9	11	Затраты времени на полный удачный цикл, ч
						Непродуктивное поведение						
Ночной отдых	9.00	8.50	8.00	7.00	7.00	8.00	8.00	8.00	8.00	8.00	8.00	517.5 (255.0) *
Дневной покой	1.50	1.03	1.70	1.88	2.40	3.00	3.00	3.00	2.00	2.00	2.00	114.65 (76.7)
Поза готовности	2.00	2.29	3.47	3.58	2.95	5.37	5.77	3.91	4.91	4.45	5.22	195.76 (129.9)
Чистка оперения	0.50	0.23	0.35	0.21	0.21	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	18.67 (7.72)
Купание, питье	0.08	0.06	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	2.78 (0.68)
Поведение кормления:												
на месте . .	0.90	0.90	0.46	0.46	0.36	0.36	0.38	0.40	0.41	0.49	0.45	40.9 (13.9)
с передвижением по земле	3.04	3.00	2.76	2.78	4.95	2.44	2.52	2.70	2.82	3.12	3.00	210.9 (120.3)
с перепархиванием .	0.83	0.80	0.74	0.75	0.87	1.22	1.26	1.35	1.41	1.56	1.50	58.94 (34.49)
с зависанием	0	0	0	0.02	0	0.04	0.04	0.04	0.05	0.05	0.05	0.64 (0.64)
Транспортный полет	0.20	0.20	0.02	0.05	0.09	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	0.18	9.59 (3.59)
Сумма	18.05	17.11	17.52	16.75	18.85	20.83	21.37	19.80	20.00	20.07	20.62	1170.33 (642.93)

Таблица 48 (*продолжение*)

Формы поведен	Предгнездовой период: до прилета самок	Предгнездовой период: после прилета самок	Гнездостроение	Откладка яиц	Насиживание	Выкармливание птенцов (возраст в сут): 1	3	5	7	9	11	Затраты времени на полный удачный цикл,
Репродуктивное поведение												
Пение	4.76	3.90	3.00	5.76	3.44	1.98	0.66	0.67	0.04	0.03	0.02	221.78 (91.88)
Рюменье	0.30	0.44	0.63	0.24	0.23							19.51 (8.41)
Тревога (пинькание):						0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	0.35	
в позе готовности	0.26	0.40	0.02	0.04	0.12							12.94 (3.04)
в полете	0	0	0	0.12	0.01							2.02 (2.02)
Патрулирование территории:												
в полете	0.04	0.02	0.04	0.03	0.07	0	0	0	0	0	0	2.09 (1.19)
в ходьбе	0.22	0.18	0.02	0.27	0.38	0	0	0	0	0	0	12.01 (6.01)
Агонистическое поведение:												
угрозы	0.26	0.26	0.01	0.003	0.02							8.14 (0.34)
драки на земле	0.06	0.55	0.05	0.027	0.05	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	10.17 (1.02)
драки и преследование в полете	0.05	0.50	0.02	0.05	0.02							9.78 (1.53)
Сопровождение самки:												
с передвижением по земле	0	0.33	1.02	0.30	0.52	0	0	0	0	0	0	17.79 (12.84)
в полете	0	0.40	0.30	0.37	0.29	0	0	0	0	0	0	12.83 (6.83)
с перепархиванием	0	0	0.40	0	0	0	0	0	0	0	0	2.00 (2.00)
сидение в позе готовности	0	0	0.77	0	0	0	0	0	0	0	0	3.85 (3.85)
Сексуальные демонстрации, спаривание	0	0.01	0.02	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.45 (0.3)
Кормление птенцов	0	0	0	0	0	0.01	0.05	0.18	0.30	0.38	0.35	2.54 (2.54)
Транспорт корма в полете	0	0	0	0	0	0.02	0.03	0.06	0.07	0.06	0.05	0.58 (0.58)
Сбор корма:												
в позе готовности	0	0	0	0	0	0.07	0.13	0.25	0.29	0.27	0.23	2.48 (2.48)
с передвижением по земле	0	0	0	0	0	0.48	0.93	1.77	1.94	1.87	1.56	17.1 (17.1)
с перепархиванием	0	0	0	0	0	0.24	0.46	0.88	0.97	0.93	0.78	4.26 (4.26)
с зависанием в воздухе	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	0.28 (0.28)
Сумма	5.95	6.99	6.42	7.25	5.15	3.17	2.63	4.20	4.00	3.93	3.38	362.63 (168.70)

* Цифры в скобках — затраты времени на полный удачный цикл без учета предгнездового периода.

Т а б л и ц а 49

Бюджет времени (ч/сут) самки зяблика в период гнездования

Time budget (hr per day) of the chaffinch female in the nest period

Формы поведения	Гнездостроение	Откладка яиц	Насиживание (число суток до вылупления)				Выкармливание птенцов (возраст в сут)							Затраты времени на полный удачный цикл, ч
			12—10	9—7	6—4	3—1	день вылупления	1	3	5	7	9	11	
							Непродуктивное поведение							
Ночной отдых	8.00	7.00	9.00	9.00	9.00	9.00	9.00	8.50	8.50	8.00	8.00	8.00	8.00	281.50
Дневной покой [1]	1.30	0.60	0.01	0.01	0.01	0.01	0	0	1.00	1.00	2.00	2.00	3.00	27.62
Поза готовности	2.66	1.74	0.20	0.03	0	1.00	0	0	0.90	0.94	2.31	2.81	2.81	44.69
Чистка оперения	0.04	0.04	0.06	0.06	0.05	0.06	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20	3.49
Купание, питье . . .	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.71
Поведение кормления:														
на месте	0.48	0.69	0.44	0.06	0.22	0.04	0.25	0.38	0.38	0.43	0.44	0.46	0.43	13.04
с передвижением по земле	3.00	4.36	3.58	2.50	4.51	2.74	1.64	2.50	2.52	2.85	2.85	3.10	2.85	109.27
с перепархиванием	0.51	1.19	0.70	0.53	0.82	0.32	0.81	1.25	1.26	1.42	1.42	1.55	1.41	31.79
с зависанием .	0	0.03	0.03	0.01	0.04	0.02	0.03	0.04	0.04	0.04	0.05	0.05	0.05	1.00
Транспортный полет	0.38	0.27	0.02	0.02	0.02	0.02	0	0.18	0.18	0.18	0.18	0.20	0.20	5.55
С у м м а	16.39	15.94	14.06	12.24	14.69	13.24	11.95	13.07	15.00	15.08	17.47	18.39	18.97	518.66
							Репродуктивное поведение							
Тревога (пинькание):														
в позе готовности	0.12	0.17	0.11	0.12	0.21	0.18	0.15	0.16	0.12	0.06	0.15	0.11	0.05	5.65
в полете . . .	0.06	0.07	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0	0.90
Агонистическое поведение:														
угрозы .		0.01	0.01	0	0.01	0.01								0.22
драки на земле .	0.01	0.01	0.02	0	0	0	0	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.19
драки и преследование в полете		0.04	0	0	0.01	0								0.30

Сбор гнездового материала:														
с передвижением по земле	4.45		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22.65
с перепархиванием	0.04	0.20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.60
Полет с гнездовым материалом . .	0.30		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.70
Строительство гнезда:														
укладка клювом и грудью . .	1.08	0.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.60
укладка крыльями и корпусом . . .	1.09		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.70
Перемещение по гнездовой территории в сопровождении самца:														
ходьба	0.22	0.41	0.26	0.13	0.17	0.16	0	0	0	0	0	0	0	5.31
полет .	0.13	0.42	0.09	0.08	0.13	0.07	0	0	0	0	0	0	0	3.86
Сексуальные демонстрации, спаривание	0.11	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.70
Инкубация яиц и обогрев птенцов:														
спокойное сидение	0	6.57	9.23	11.20	8.69	10.19	11.27	7.98	5.67	4.39	1.97	0.78	0.17	196.18
с движениями .	0	0.04	0.21	0.22	0.07	0.14	0.09	0	0	0	0	0	0	2.21
Кормление птенцов	0	0	0	0	0	0	0.09	0.31	0.39	0.45	0.41	0.41	0.36	4.44
Транспорт корма в полете .	0	0	0	0	0	0	0.01	0.05	0.06	0.08	0.08	0.09	0.08	0.84
Сбор корма:														
в позе готовности	0	0	0	0	0	0	0.03	0.22	0.23	0.34	0.34	0.38	0.34	3.51
с передвижением по земле	0	0	0	0	0	0	0.26	1.42	1.65	2.35	2.35	2.52	2.35	24.12
с перепархиванием	0	0	0	0	0	0	0.13	0.74	0.82	1.17	1.17	1.26	1.17	12.05
с зависанием	0	0	0	0	0	0	0.01	0.02	0.03	0.04	0.04	0.04	0.04	0.41
Сумма	7.61	8.06	9.94	11.76	9.31	10.76	12.05[1]	10.93	9.00	8.91	6.53	5.61	5.03	296.95

[1] Совмещается с обогревом яиц или птенцов.

10.2. ПОВЕДЕНИЕ В РАЗЛИЧНЫЕ ФАЗЫ ГНЕЗДОВОГО ПЕРИОДА

10.2.1. ПРЕДГНЕЗДОВАЯ ФАЗА

Прилет местных птиц, по данным отлова «Рыбачинскими» ловушками, происходит с конца марта по середину мая. Соблюдается такая последовательность средних сроков: первыми прилетают взрослые самцы, затем взрослые самки и самцы-первогодки. Последними в район гнездования прибывают самки-первогодки (см. 7.1). Неодновременность прилета особей разного пола и возраста в основном и определяет специфику поведения зябликов в предгнездовой период, функция которого — занятие и перераспределение гнездовых территорий и формирование пар.

Взрослые самцы, прилетающие первыми, как правило, занимают свои прошлогодние участки (из 12 самцов, меченных цветными кольцами, 9 повторно гнездились на старых территориях и лишь 3 переместились на 100, 120 и 150 м от них). Все три перемещения произошли после того, как участок леса, на котором размещались гнездовые территории, подвергся значительным изменениям в результате рубок прореживания. Смертность взрослых зябликов — 50% (см. 9.6), следовательно, приблизительно половина гнездовых участков оказывается занятой прошлогодними хозяевами. Остальные участки распределяются между самцами, не имеющими гнездовых территорий. Местные самцы, занявшие гнездовые участки, отличаются от транзитных особей более четко выраженным территориальным поведением и проявлением оборонительной реакции. При появлении наблюдателя пролетные зяблики издают «тюв»-сигнал.[1] Его функция — стимулировать компаньонов по стае к следованию за летящей особью. Хозяин участка при приближении человека отлетает на несколько метров (иногда на несколько десятков метров) и тревожно пинькает, а иногда и рюмит. В остальном их поведение может быть сходным. Так, в теплую солнечную погоду транзитные самцы могут петь, что является признаком территориализма (Паевский, 1975).

---

[1] Подробное описание и определение коммуникативных функций звуковых сигналов зябликов проделано Марлером (Marler, 1956c). Им выделены следующие сигналы взрослых особей:

1—2. Песня и подпесня.

3. «Тюв»-сигнал — призыв к следованию.

4. Пинькање — в зависимости от громкости и интенсивности выражает возбуждение, агрессивность или опасность в комбинации с любопытством.

5. «Сигнал обиды», издаваемый особью, пострадавшей в драке.

6. Агрессивное шипение (жужжание), издаваемое во время угрозы.

7. «Рюменье» издают самцы в период размножения.

8—9. Два сигнала опасности: один из них — тонкое протяжное «си-и-и» — издают только самцы.

10—12. Три сексуальных сигнала: «цип» издают особи обоих полов при следовании друг за другом и приглашении к следованию, «чирп» издают самцы, служит для умиротворения самки, «сип» издают самки, готовые к спариванию.

При неблагоприятных условиях, напротив, местные птицы проявляют элементы стайности, собираются в местах концентрации корма. В это время они могут кормиться на своей территории в составе стаи пролетных зябликов, не проявляя по отношению к ним агрессии.

Территориальное поведение в начале предгнездового периода заключается в основном в интенсивном патрулировании участка. Поющий самец избирает для присады верхушки деревьев, сухие ветви и другие открытые, хорошо освещенные места (рис. 70, *IV*). После нескольких песен самец перелетает на другое место, перемещаясь таким образом по всему участку и маркируя его границы. На фоне общего пения зябликов часто выделяются локальные группировки из 2—3 особей, поющих поочередно. Видимо, это демонстрация соседям границ своих участков.

С прилетом самцов-первогодков и самок начинается следующий этап предгнездового периода. По наблюдениям за индивидуально помеченными особями, в течение гнездового периода зяблики, имеющие гнездовые участки, перемещаются с целью посещения водоема и кормежки на следующие расстояния от них: самцы — 98.4 ± 4.9 м (до 290 м), самки — 111.5 ± 13.3 м (до 335 м). Паевский (1976), проанализировав различную попадаемость взрослых и молодых зябликов в стационарные Рыбачинские ловушки, расположенные на расстоянии 200 м друг от друга, обнаружил, что посещаемая территория в гнездовой период у первогодков значительно больше, чем у взрослых. В предгнездовой период (сразу после прилета) пребывание на определенной территории у молодых особей, не имеющих гнездовых участков, по-видимому, еще менее облигатно, чем на последующих фазах гнездового периода. Косвенно об этом можно судить, анализируя возрастной состав особей в волнах прямого и обратного пролета. С этой целью сравним данные отлова двумя Рыбачинскими ловушками (в оригинальном наименовании «ловушка 1» и «ловушка 3»). Ловушка 1 ориентирована на юг и ловит особей, летящих в северном направлении, т. е. участвующих в прямом весеннем пролете. Ловушка 3 ориентирована на север и ловит соответственно особей, участвующих в обратном пролете, который по времени часто совпадает с неблагоприятными погодными условиями (Люлеева, 1967; Меженный, 1967). Среди особей, пойманных в ловушку 3, процент первогодков выше, чем среди особей, пойманных в ту же декаду в ловушку 1 (табл. 50). Сказанное относится как к самцам, так и к самкам. Это позволяет предположить, что в пасмурную холодную погоду территориализм у первогодков заменяется на стайность более полно, чем у взрослых особей, и они легче увлекаются потоком птиц, летящих в направлении, противоположном направлению весенней миграции. Это расширяет район предгнездовых перемещений первогодков и затягивает время занятия территории. В среднем первогодки начинают гнездиться позже взрослых зябликов. Об этом можно судить по возрастному составу

Таблица 50

Возрастной состав зябликов, пойманных перемещающимися на север (ловушка 1) и на юг (ловушка 3) в период весенней миграции 1972, 1973, 1975 и 1976 гг.

Age composition of chaffinches caught during its movement to the North (trap 1) and to the South (trap 3) during spring migrations in 1972, 1973, 1975 and 1976

Номер декад	Год, дата	Самцы				Самки			
		ловушка 1		ловушка 3		ловушка 1		ловушка 3	
		число пойманных особей	первогодки, %	число пойманных особей	первогодки, %	число пойманных особей	первогодки, %	число пойманных особей	первогодки, %
	1972								
11	11.4—20.4	89	44.9	56	48.9	381	40.9	212	54.7
12	21.4—30.4	19	31.6	75	72.0	63	57.1	145	49.7
13	1.5—10.5	120	40.0	26	61.5	341	41.9	41	36.6
14	11.5—20.5	143	55.2	21	61.9	169	43.8	25	48.0
15	21.5—30.5	16	50.0	15	53.3	22	27.3	22	40.9
11—15	11.4—30.5	389	46.5	252	58.3	976	42.5	445	50.3
	1973								
10	1.4—10.4	58	55.2	139	56.8	12	33.3	38	23.7
11	11.4—20.4	25	72.0	700	68.6	46	28.3	1233	62.4
12	21.4—30.4	362	53.2	48	50.0	1443	44.4	410	53.7
13	1.5—10.5	59	47.5	47	59.6	304	51.6	133	59.4
14	11.5—20.5	39	53.8	18	50.0	120	36.7	41	58.7
15	21.5—30.5	30	46.7	13	—	93	54.8	6	—
10—15	1.4—30.5	572	53.3	963	65.3	2018	45.0	1861	59.4
	1975								
11	11.4—20.4	1174	17.7	17	—	153	18.3	1	—
12	21.4—30.4	155	25.8	137	38.0	165	37.6	216	64.8
11—12	11.4—30.4	1329	18.7	144	40.3	318	28.3	217	64.5
	1976								
10	1.4—10.4	68	66.2	—	—	21	47.6	—	—
11	11.4—20.4	240	63.3	250	72.4	259	41.7	713	43.3
12	21.4—30.4	61	45.9	99	55.6	72	43.1	96	64.6
13	1.5—10.5	26	—	270	43.0	79	70.9	702	60.3
10—13	1.4—30.5	467	60.4	640	56.1	579	48.4	1545	52.9
За все периоды		2757	36.9±0.9	1999	59.7±1.1	3891	43.5±0.8	4068	56.2±0.8

размножающихся особей с цветными метками. В ранних выводках родители-первогодки составляют 25.3±4.9% (n ранних=79), а в поздних — 39.4±8.5% (n поздних=33).

Наряду с тем, что первогодки могут иметь широкие предгнездовые перемещения, зарегистрировано несколько случаев занятия гнездовых участков молодыми зябликами на относительно недалеком расстоянии от места рождения: самцы — 150 м к востоку, 200 м к западу, 300 м к северо-северо-востоку, 500 м к северо-востоку

(2 особи); самки — 140 м к югу, 200 м к юго-западу, 300 м к востоку, 350 м к югу, 500 м к юго-западу, 1000 м к северо-востоку, 1550 м к северо-востоку. Проанализируем эти данные.

В районе стационара «Фрингилла» в течение 1974—1975 гг. на гнездах было помечено индивидуальными сочетаниями цветных колец 440 птенцов (максимальное удаление точек кольцевания — 2 км к северо-востоку и 1 км к юго-западу от стационара). На этом же участке велись маршрутные наблюдения с целью обнаружения меченых особей. Учитывая, что смертность молодых составляет приблизительно 70% (см. 9.6), на следующий год из всех окольцованных птенцов предположительно должны были выжить 132 особи. Нами было обнаружено 12 зябликов, что составляет 9.09% от ожидаемого числа. Для оценки метода наблюдения приведем следующие цифры: в 1974—1975 гг. было помечено цветными кольцами 390 взрослых зябликов, пойманных в Рыбачинские ловушки. Все они имели признаки размножения (самки — наседные пятна, самцы — увеличенные клоакальные выступы), что позволило сделать предположение об их постоянном нахождении в районе наблюдений в течение гнездового периода. В год кольцевания на гнездовых участках было встречено 43 особи, что составляет 11.02% от всех помеченных зябликов. Сравнение коэффициентов обнаружения взрослых и молодых зябликов (11.02% и 9.09%) указывает на верность большинства молодых птиц своему узколокальному району рождения.

После прилета первогодков происходит обострение конкурентных взаимоотношений у самцов, связанное с перераспределением территорий. Если к транзитным зябликам взрослые самцы относились нейтрально, то молодые особи, не имеющие представления об уже имеющихся границах и начавшие петь на облюбованных участках, вызывают у них агрессию. Количество агонистических контактов на этом этапе максимально (рис. 71). Они могут иметь характер агрессивных стычек (см. 5.3.3.1) или своеобразной формы смещения активности.

В последнем варианте наблюдается следующая картина: агрессор ходит за противником на расстоянии нескольких десятков сантиметров и резко клюет землю, отшвыривая ее в сторону. Такое поведение имеет место, когда стремление напасть приходит в противоречие со стремлением к бегству. Клевание земли часто чередуется с интенсивными драками. Иногда такое «выяснение отношений» может продолжаться больше часа. Хозяин участка доминирует на нем над другими зябликами, поэтому притязания чужаков, как правило, кончаются поражением последних. Иногда чужакам удается отторгнуть периферическую часть охраняемой территории, но чаще всего бывают вынуждены искать незанятые участки. Если часть гнездового участка или примыкающей к ней нейтральной территории становится привлекательной для большого количества птиц, например, при создании естественного или искусственного водопоя или места концентрации корма, самец-

хозяин не стремится прогонять всех прилетающих зябликов. Однако при нарушении индивидуальной дистанции он первым принимает позу угрозы, заставляя контактирующую особь отойти или улететь. В местах прикорма, не находящихся под абсолютной

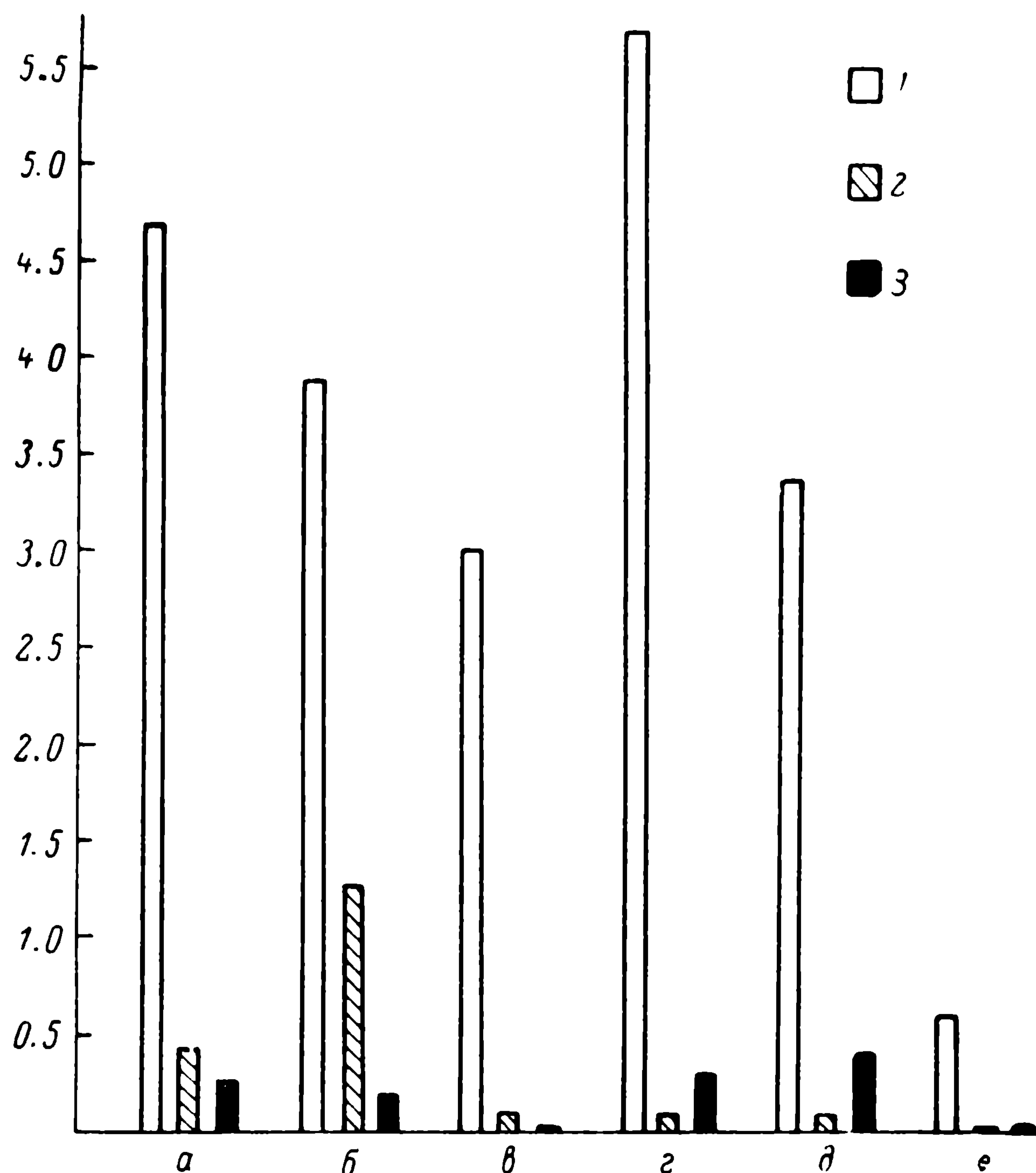


Рис. 71. Суточные затраты времени самца зяблика на некоторые формы территориального поведения (пения (*1*), агонистического поведения (*2*), патрулирования территории (*3*)) в течение гнездового периода.

а — до прилета самок; *б* — после прилета самок (*а* и *б* предгнездовой период); *в* — гнездостроение; *г* — откладка яиц; *д* — насиживание; *е* — выкармливание птенцов. *По оси ординат* — затраты времени, ч.

Daily time expenditures of the male chaffinch on some forms of territorial behaviour (singing (*1*), agonistic behaviour (*2*), inspection of territory (*3*)) during the nest period.

а — before the female arriving; *б* — after the female arriving (*а* and *б* — pre-nesting phase); *в* — nest-building; *г* — egg-laying; *д* — incubation; *е* — feeding of the young. *Ordinate* — time expenditures, hrs.

охраной какого-нибудь одного самца, между отдельными зябликами устанавливался порядок клевания, причем место особи на иерархической лестнице было тем выше, чем ближе к месту прикорма находился ее участок.

В табл. 51 приведено распределение агонистических контактов между самцами, посещавшими в холодную штормовую погоду в мае 1974 г. место прикорма (по данным 7 ч наблюдений). Из со-

Таблица 51

Распределение агонистических контактов у зябликов, посещавших место прикорма на нейтральной территории

Male's agonistic contacts on the polygon with food, placed on the neutral territory

Самец, доминирующий в контакте	Расстояние от места прикорма до гнездового участка, м	Особь, проявившая признаки подчинения						
		самец с цветной меткой					особь без цветных меток	
		«голубой»	«белый»	«оран- вый»	«лево-желтый»	«право-желтый»	самец	самка
«Голубой» (первогодок)	20	**21 : 0**	4	1	1	3	12	2
«Белый» (первогодок)	25		**6 : 4**			1	5	
«Оранжевый» (7 лет)	50			**1 : 1**		1		
«Левожелтый» (5 лет)	60				**0 : 1**			
«Правожелтый» (2 года)	90					**1 : 5**	1	
Без цветных меток						1		7

Примечание. Название самца дается по цвету индивидуальной метки. В скобках под названием приводится возраст особи. Полужирным шрифтом дано соотношение доминирования (первая цифра) и подчинения (вторая цифра) каждой особи в контактах с другими самцами.

отношений агонистических контактов, приведенных в таблице, видно, что на наблюдаемом месте доминировал «голубой» самец, гнездовой участок которого находился в непосредственной близости. «Левожелтый» самец, стоявший на 4-й ступени приведенной в таблице иерархической лестницы, был абсолютным доминантом на месте прикорма, примыкавшем к его гнездовому участку. Таким образом, потенциальная возможность самца доминировать над другими особями своего вида имеет место не только на конкретном гнездовом участке с четкими границами, но и за его пределами, однако по мере удаления от участка ее проявление становится менее вероятным. Возможность доминировать над другими дает преимущества не только при охране своего участка, но и при его расширении за счет присоединения части гнездовой территории погибшего соседа.

В связи с тем что самец стремится расширить границы своих владений и что в случае острой конкуренции часть территории может быть отторгнута другим самцом, границы территории одного и того же самца в разные годы часто бывают непостоянными. Наиболее стабильны границы, проходящие по полянам,

просекам, дорожкам и другим заметным ориентирам. Величина охраняемой зоны на разных фазах гнездового периода неодинакова; в предгнездовую фазу она максимальна.

В благоприятных биотопах плотность гнездования — 218 участков/км² (см. 9.1). Таким образом, при полном разделе территории площадь гнездового участка составляет 4587 м². По 12 нашим измерениям средний размер участка равен 1349±182 м², т. е. под участки используется 0.29 часть биотопа. Известно, что зяблики обычно стремятся расширить свою территорию до соприкосновения с границами соседей (Newton, 1972). Отношение периметра участка к его площади минимально при округлом (геометрически шестиугольном) участке. При этом число соседей максимально (6). Все остальные формы участков при той же площади растягивают охраняемую границу, но сокращают число соседей. Что важнее для самца зяблика? Из семи участков с известным количеством соседей на одном гнездовом участке было 6 соседей, на одном — 5, на трех — 4, на двух — 3 соседа (среднее число соседей 4.1). Следовательно, выгоднее иметь меньшее число соседей при удлиненной границе, чем большее их число при сокращенной границе. Не исключено, что одна из причин этой выгоды — большой процент обновляемости соседей (50%), связанный с гибелью прошлогодних хозяев пограничных участков.

Интенсивность пения на втором этапе предгнездового периода снижается. Вероятно, это связано как с возрастанием агрессивных контактов, так и с началом проявления сексуальных взаимоотношений с прилетевшими самками (рис. 71).

10.2.2. ФОРМИРОВАНИЕ ПАР

Взрослые самки, по-видимому, как и самцы, могут сохранять верность гнездовой территории. Нами зарегистрировано 4 случая повторного гнездования самки на прошлогоднем или примыкающем к нему участке. В одном случае самка размножалась с одним и тем же самцом в течение не менее чем трех сезонов, в другом — двух, в третьем случае самец не имел индивидуальной метки, а в четвертом самка после гибели прошлогоднего партнера гнездилась на соседнем участке. Последний случай иллюстрирует тот факт, что самка может узнавать именно место гнездования, а не партнера. Случаи, когда самка повторно гнездилась на большом расстоянии от прошлогоднего участка, нами не зарегистрированы. Таким образом, при верности обоих партнеров своему гнездовому участку они могут совместно размножаться в течение нескольких сезонов. Однако, если учесть, что за год погибает половина взрослых зябликов, даже в случае абсолютной верности территории в прежнем составе гнездится всего лишь 1/4 часть всех пар, а остальные 3/4 пар формируются заново. Самка, остановившаяся на избранном участке, первоначально перемещается по нему, внешне не обращая внимания на хозяина территории. Перелетая с дерева

на дерево, издает иногда «тюв»-сигнал, характерный для стайного поведения. Самец держится поблизости от самки. Поведение пар, на первый взгляд, даже немного напоминает поведение пролетных особей, однако в отличие от последних самец более активно стремится держаться рядом с самкой, атакует других самцов при попытке их приблизиться к ней даже в том случае, если пара держится не на гнездовом участке, а кормится на нейтральной территории. При неблагоприятных погодных условиях мы неоднократно наблюдали распадение пар на этом этапе. Видимо, этому способствует то, что птицы значительную часть времени кормятся не на гнездовом участке, а на нейтральной территории совместно с зябликами-соседями и транзитными особями. Следует отметить, что как самцы, так и самки на протяжении значительной части гнездового периода в случае гибели или исчезновения партнера по какой-либо причине относительно быстро находят себе нового. Теплая солнечная погода стимулирует самцов к проявлению сексуального поведения. Они активно преследуют самку, летая по всему гнездовому участку сзади—снизу от нее и издавая «цип»-сигнал. Такие сопровождения самки в полете, а также сопровождения пешком занимают основную часть времени, приходящегося на сексуальные взаимоотношения. На демонстрацию самцом сексуальных поз (на данном этапе наиболее характерна «косая» поза — «lop-sided wings-droped» posture (Hinde, 1955, 1956), «crouching lop-sided» posture (Marler, 1956a) (рис. 45, *I*)) приходится в среднем 0.01 ч в сутки. При приближении партнеров друг к другу характерно принятие «взъерошенной» позы и избегание фронтального поворота корпуса по отношению к партнеру. Эти действия являются умиротворяющими и служат для обоюдного снятия агрессивности (позы птиц при агрессивных намерениях прямо противоположны: перья прижаты к телу, корпус развернут в сторону противника, — см. 5.3.1).

10.2.3. ФАЗА ГНЕЗДОСТРОЕНИЯ



Через несколько дней после сформирования пары (в зависимости от погодных условий) самка приступает к выбору места для строительства гнезда. Перелетая с дерева на дерево, она присаживается в развилки, сгибает лапы и проделывает корпусом вращательные движения вправо—влево, как бы примеряя, впишется ли в развилку внутренний диаметр будущего гнезда. Ньютон (Newton, 1972) пишет, что самцы зяблика, выбирая гнездовой участок, проделывают подобные действия. Однако ни указанный автор, ни мы ни разу не наблюдали, чтобы самец оказывал самке помощь в выборе места для гнезда. Когда подходящая развилка выбрана, самка приступает к строительству. Сначала строится основа гнезда — чаша из двух слоев: наружного, в состав которого входят преимущественно мхи, и среднего, состоящего в основном из сухих травинок. Затем из бересты, лишайников и подобных материалов делается маскировочный слой, и из перьев, шерсти

и мягких растительных волокон — выстилка. Процесс выстилки гнезда, как правило, растягивается до насиживания (подробнее о строительстве гнезда и о количественном соотношении его компонентов см.: Tomek, Waligóra, 1976). При сооружении гнезда самка в зависимости от того, какую часть она строит и какой материал в данный момент применяет, использует различные приемы. Ван Доббен (Van Dobben, 1949, цит. по: Marler, 1956a) выделяет следующие основные действия.

1. Перетаскивание и рассовывание (pulling over) паутинок, мха и некоторых других материалов по гнездовой чаше.

2. Обматывание (braiding) паутинок, травинок, растительного пуха и подобных материалов вокруг веток, поддерживающих гнездо.

3. Вплетение (weaving) кусочков мха и травинок в стенки гнездовой чаши.

4. Взъерошивание оперения (flaffing) и утрамбовывание корпусом внутренних частей гнезда.

5. Вращение (turning) в гнезде. Часто чередуется с предыдущим движением и, по-видимому, также проделывается с целью утрамбовывания и приглаживания внутренних частей гнезда.

6. Разгребание (scrabbling) выстилки ногами. Туловище при этом действии зависает, так как самка опирается о края гнезда горлом, хвостом и чуть раскрытыми крыльями.

Движения первых трех типов осуществляются в основном клювом и грудью, а в остальных трех птица активно действует всем корпусом. Во время однократного посещения, длящегося от 10 с до 3 мин (в среднем 52 с), самка, как правило, начинает свою деятельность с раскладывания материала клювом, а затем выполняет необходимые движения корпусом. После серии таких действий она летит за новой порцией материала. Подобный стереотип мы наблюдали и у самки-первогодка, приступившей к строительству гнезда в вольере. Интересно отметить, что особь выбрала для постройки гнезда нишу, из которой гнездовой материал все время вываливался. Однако и в том случае, когда только что принесенная порция падала, самка даже на пустом месте проделывала сначала рассовывающие движения клювом, затем утрамбовывала корпусом, а уже после этого летела за новой порцией материала.

При благоприятных погодных условиях самка, как правило, строит гнездо в течение всего дня. Бóльшую часть времени (68.9%) она затрачивает на сбор материала и лишь 31.1% — непосредственно на строительство. В среднем на постройку гнезда самка затрачивает 5.1 сут (3 сут строилось одно гнездо, 4 сут — два гнезда, 5 сут — одно гнездо, 6 сут — два гнезда, 8 сут — одно гнездо). В неблагоприятную погоду строительство замедляется и может растянуться до 8 сут. Кроме погодных условий, на продолжительность строительства влияют и некоторые другие факторы. Так, в начале гнездового периода самки строят гнезда дольше,

чем в середине или в конце (Паевский, Виноградова, 1974). Отчасти это может быть связано с тем, что ранние гнезда более массивны (см. 3.1). Повторное гнездо самка строит быстрее, чем первое, так как при его постройке использует значительную часть материала брошенного гнезда. В двух наблюдаемых нами случаях повторного гнездостроения самки разобрали свои первые гнезда приблизительно на две трети. Возраст птицы, по-видимому, также играет роль: самки-первогодки, не имеющие индивидуального опыта, строят гнезда дольше, чем особи старшего возраста. Марлер (Marler, 1956a) в Англии зарегистрировал один случай строительства гнезда молодой самкой зяблика в течение 15 сут и один — в течение 18 сут при средней продолжительности постройки 7 сут ($n=11$).

Гнездовой материал самка собирает на земле (во время ходьбы, чередующейся с прыжками) и на деревьях. В последнем случае она, перепархивая с ветки на ветку, собирает паутинки, растительный пух и другой материал для строительства или, сидя на ветке возле ствола, сощипывает лишайники. Сощипывание лишайников, выдергивание мха и травинок осуществляются исключительно клювом. Самка не пользуется лапами даже тогда, когда ей приходится рассучивать большой пучок шерсти или растительных волокон (см. 1.1). Сбор кусочков бересты осуществляется при помощи зависания: самка, подлетев к стволу, зависает в воздухе и, схватив клювом краешек бересты, быстро махая крыльями, перемещается вокруг ствола, как бы разматывая нитку с катушки. В то время как самка занимается сбором материала и его переноской к месту постройки, самец сопровождает ее, постоянно издавая «цип»-сигнал. Он не только не принимает участия в строительстве, но даже избегает приближаться к гнезду. Видимо, это связано с повышением агрессивности самок. В этот период они, как и самцы, начинают охранять гнездовую территорию от особей своего вида, однако граница участка, охраняемого самкой, не всегда совпадает с границей «самцового» участка. Особенно часты агрессивные контакты между самками-соседками, собирающими гнездовой материал.

Параллельно с постройкой гнезда развивается и координируется сексуальное поведение партнеров. Кроме «цип»-сигнала, издаваемого сначала только самцом, а затем и самкой, у самца появляется «чирп»-сигнал, характерный для слетков. Вероятно, элементы птенцового поведения самца служат для «умиротворения» самки и способствуют предотвращению агрессивных действий с ее стороны при приближении самца во время демонстрации сексуальных поз. В ответ на «ухаживания» самца, а иногда и самопроизвольно, самка начинает демонстрировать «призывную» позу («soliciting» posture) (рис. 46). Иногда такие демонстрации заканчиваются спариванием. Однако в этот период демонстрации сексуального поведения продолжают составлять очень незначительную часть суточного бюджета времени.

10.2.4. ФАЗА ОТКЛАДКИ ЯИЦ

Откладка яиц, как правило, начинается еще до окончательного завершения выстилки гнезда. Однако между интенсивным гнездостроением и началом откладки имеется пауза в среднем продолжительностью в 2.6 сут (см. 9.3). Чаще всего снесение яйца происходит рано утром. Интервал между откладкой яиц в среднем равен 1 сут. В первый день после начала откладки самка проводит в гнезде лишь незначительное время. С каждым днем продолжительность инкубации возрастает (рис. 72), и после откладки четвертого, а иногда и третьего яйца самка остается в гнезде на ночь.

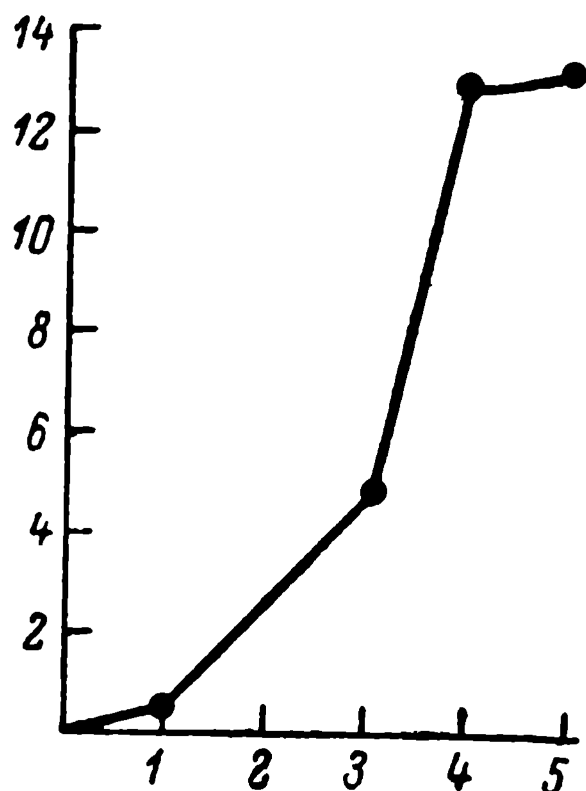


Рис. 72. Продолжительность пребывания самки в гнезде в период откладки яиц.

По оси абсцисс — количество яиц в гнезде, шт.; *по оси ординат* — время инкубации в течение светлой части суток, ч.

Duration of incubation during egg-laying period.

Abscissa — number of eggs in the nest; *ordinate* — duration of incubation during light-time, hrs.

Поведение самца почти не отличается от такового на предыдущем этапе, но сексуальные элементы начинают проявляться в нем более четко. В демонстрациях преобладает «вертикальная» поза («upright lop-sided wings-drooped» posture (Hinde, 1955, 1956), «upright lop-sided» posture (Marler, 1956a) (рис. 45, *II*)). Увеличивается количество спариваний (табл. 48 и 49). В связи с тем что достройка гнезда ведется уже не так интенсивно и самка значительно меньше перемещается по гнездовой территории, уменьшается время, затрачиваемое самцом на ее сопровождение.

10.2.5. ФАЗА НАСИЖИВАНИЯ

Насиживает кладку только самка. Самец не занимается ни насиживанием, ни кормлением насиживающей самки. Он лишь иногда сопровождает ее во время кормежки. В период насиживания самец интенсивно поет и патрулирует территорию. Его поведение имеет некоторое сходство с поведением холостых самцов. Некоторым самцам в этот период даже свойственно проявление элементов полигамии вплоть до привлечения на свой участок второй самки (Ильина, 1977).

Самка, как уже отмечалось, приступает к настоящему круглосуточному насиживанию, как правило, после откладки последнего яйца. Этот процесс занимает бóльшую часть суточного бюджета

времени. Самка слетает с гнезда в основном для кормежки и в результате беспокойства. Формы поведения, которые осуществляются без проявления высокой двигательной активности — ночной отдых, значительная часть дневного покоя, чистка оперения, — совмещаются с насиживанием. Насиживание кладки — не пассивный процесс. Самка через наседное пятно не только отдает тепло, но и контролирует его температурный режим (Drent, 1973). В соответствии с изменениями внешней среды она при помощи стереотипных действий создает в гнезде оптимальные условия для развития эмбрионов. К таким действиям относятся: 1) кратковременные привставания над кладкой, 2) поворачивание яиц клювом, 3) затенение кладки от солнца корпусом и крыльями, 4) ерзающие движения из стороны в сторону, по-видимому, с целью перемены контакта наседного пятна с кладкой.

К проявлению компенсаторного поведения можно также отнести изменение продолжительности слетов с гнезда и пребывание на нем. В начале насиживания, когда эмбрионы менее чувствительны к глубокому охлаждению (Drent, 1973), средняя продолжительность отсутствия самки на гнезде больше, чем в последующее время.

Число суток до вылупления	12—10	9—7	6—4	3—1
Средняя продолжительность однократного отсутствия, мин	13.3	6.4	9.2	7.2

10.2.6. ПЕРИОД ВЫКАРМЛИВАНИЯ ПТЕНЦОВ

Несмотря на то что насиживание начинается не с последнего яйца, интервал между вылуплением птенцов значительно меньше, чем интервал между снесением яиц, что свидетельствует об ускоренном развитии эмбрионов в яйцах, отложенных последними. Вылупление выводка происходит в течение 1—2 сут (табл. 52). Самка начинает приносить корм через 1.5—2 ч после вылупления первого птенца. Самец, как правило, приступает к кормлению

Таблица 52

Продолжительность процесса вылупления в гнезде зяблика
Hatching duration in nest of chaffinch

Показатель	Число птенцов в выводке			
	2	3	4	5
Число гнезд, в которых интервал между вылуплением первого и последнего птенцов равен:				
одним суткам	4	3	7	9
двум суткам	—	—	2	2
Средняя продолжительность вылупления, сут	1.15±0.07			

не раньше, чем на следующий день после вылупления, причем в первые несколько дней кормит значительно реже, чем самка (табл. 53). Вероятно, это отчасти связано с тем, что на предыду-

Таблица 53

Число прилетов к гнезду с кормом самца и самки зяблика

No. of male's and female's visits to the nest for feeding of nestlings

Пол родителя	Число прилетов к птенцам в возрасте (сут)						
	0	1	3	5	7	9	11
Самец .	0	20	39	74	81	78	65
Самка .	11	62	69	98	98	105	99
Всего	11	82	108	172	179	183	164

щих этапах размножения приближение самца к гнезду вызывало у самки агрессию. В некоторых случаях самцы вовсе не участвуют в выкармливании птенцов. Особенно часто это происходит в поздних выводках (табл. 54). Обогревает птенцов только самка.

Таблица 54

Участие самцов в выкармливании птенцов в ранних и поздних выводках

Male's tooking part in feeding of nestlings in relation to time of breeding

Выводки	Число гнезд, находившихся под наблюдением	Число гнезд, в которых самцы принимали участие в выкармливании птенцов, %
Ранние	21	85.7
Поздние	20	50.0

В первые несколько суток этот процесс, как и при насиживании яиц, продолжает составлять значительную часть ее суточного бюджета времени. Резкое уменьшение продолжительности обогрева птенцов происходит на 7-е сут, когда выводок уже способен сам поддерживать необходимый баланс. Однако временные затраты на родительское поведение в целом продолжают оставаться высокими, так как значительно возрастает продолжительность сбора корма. Оба родителя собирают корм в основном на гнездовой территории (средний радиус сбора корма равен 15 м). Агонистические контакты в этот период немногочисленны (табл. 48 и 49). Даже в том случае, если на территории кормятся другие зяблики

с птенцами-слетками, они довольно редко вызывают агрессию у хозяев участка. Агрессивные контакты настолько редки, что величину охраняемой зоны точно определить невозможно (по-видимому, в этот период она минимальна).

10.2.7. ПОСЛЕГНЕЗДОВАЯ ФАЗА

Вылет птенцов происходит в среднем на 12-е сут после вылупления. Один за другим в течение нескольких часов они покидают гнездо и рассредоточиваются в радиусе 10—20 м от него. В первые 2—4 сут слетки перемещаются мало (подробно о перемещениях см. 11.1.1). Иногда они просиживают на какой-либо ветке в течение нескольких часов. Голодные птенцы, оставаясь на своем месте, издают птенцовый «чирп»-сигнал, а при приближении родителя демонстрируют выпрашивающую позу (рис. 49). Оборонительная реакция на этом этапе выражена относительно слабо. Так, например, при приближении человека на 2—3 м слетки не делают попыток улететь. Однако если находящийся поблизости родитель подает сигнал тревоги или пытается увести птенцов, они соответственно затаиваются или следуют за родителем.

Отмечено тяготение выводков с птенцами приблизительно до 17-суточного возраста к местам, богатым хорошими укрытиями, например густым посадкам сосны обыкновенной, участкам лиственного леса с подлеском (Ильина, 1976). Птенцы старше 16—17 сут постепенно становятся более подвижными, при выпрашивании корма и при подаче птицей призывного сигнала активно следуют за родителями. В это время они уже способны самостоятельно реагировать на опасность. Радиус перемещения выводка увеличивается (табл. 57). Начиная с 18—19-суточного возраста птенцы уже делают попытки самостоятельно добывать корм. Однако родители могут продолжать кормить их еще длительное время. Так, например, мы наблюдали кормление самкой птенца в возрасте 32 сут.

По всей видимости, птенцы узнают своих родителей: они безошибочно следуют за ними, услышав призывный сигнал. В то же время они игнорируют аналогичные сигналы пролетающих мимо чужих зябликов. Следует, однако, отметить, что голодные птенцы, отбившиеся по какой-либо причине от своих выводков, могут выпрашивать корм и у посторонних особей. Три раза нам удавалось наблюдать, как такое выпрашивание завершилось кормлением (во всех случаях кормил взрослый самец, однако дальнейшая судьба отбившегося птенца осталась неизвестной).

Участие самцов и самок в выкармливании птенцов после вылета из гнезда неодинаково в разных выводках.

Вариант, когда выкармливают оба родителя, чаще наблюдается в первые 3—4 сут после покидания птенцами гнезда, пока выводок сильнее привязан к небольшой территории. Когда его

Таблица 55

Участие родителей в выкармливании птенцов после вылета из гнезда

Parents tooking part in feeding of fledgelings

Возраст слетков, сут	Выкармливают					
	оба родителя		самка		самец	
	число наблюдаемых выводков	число встреч	число наблюдаемых выводков	число встреч	число наблюдаемых выводков	число встреч
До 17	6	8	4	4	4	6
От 18 до 35	4	5	14	27	9	26

перемещения становятся более интенсивными, то во главе выводка наиболее часто можно встретить лишь одного из родителей (табл. 55). Распадение выводков происходит в среднем при достижении птенцами 29-суточного возраста. Максимальная продолжительность сохранения выводка — 35 сут с момента вылупления птенцов (табл. 56).

Таблица 56

Данные о продолжительности сохранения выводков

Duration of family group's remaining

Возраст встреченных птенцов, сут	Число выводков [1], последний раз встреченных с родителями	Число молодых [2] зябликов, первый раз встреченных без родителей
19—20	2	1
21—25	4	1
26—30	13	3
31—35	9	7

[1] Средний возраст встреченных птенцов 28.5±0.87 сут.

[2] Средний возраст встреченных птенцов 29.5±1.40 сут.

После того как птенцы приобретают полную самостоятельность и не нуждаются в опеке и лидерстве родителей, особи одного выводка уже не образуют общей группировки, а предпочитают перемещаться индивидуально. В конце июля из разрозненных особей формируются кочующие стайки молодых птиц.

10.3. НЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Рассмотренные нами формы поведения (территориальное, брачное и родительское) связаны с репродуктивной функцией вида и имеют место лишь в период размножения, а в другие фазы гнездового цикла не проявляются. Наряду с таким (назовем его «репродуктивным») поведением в суточный бюджет каждой особи входят различные формы поведения, не связанные непосредственно с размножением. Они осуществляются на протяжении всего года и

служат для поддержания нормальной жизнедеятельности особи. Рассмотрим изменения временных затрат на «непродуктивное» поведение в течение гнездового периода.

Ночной отдых. Длительность его постепенно меняется в связи с изменением продолжительности темной части суток.

Дневной отдых. Неодинаков по продолжительности на разных стадиях гнездового цикла. При дефиците времени происходит либо его сокращение, либо совмещение с малоактивными формами поведения: у самки — с насиживанием и обогревом птенцов, у самца (иногда) — с паузами во время пения и рюмения. В некоторых случаях дневной отдых самца и самки может совмещаться с процедурой солнцевания, специально нами не выделенной из-за того, что она в среднем составляет незначительную часть суточного бюджета времени.

Поведение комфорта. Связано с уходом за собой (чистка оперения, купание). Продолжительность в течение гнездового цикла варьирует, составляя в среднем 3.2% от затрат времени на непродуктивное поведение.

Кормовое поведение. Длительность кормежки в целом варьирует от 3 до 6 ч в сутки. Однако по ее продолжительности нельзя судить об интенсивности кормового поведения. Различные виды корма добываются разными способами (см. гл. 1), что обусловлено наличием определенных видов корма в природе. В ранневесенний период преобладают способы добычи пешком (из лесной подстилки), на месте (шишки сосны, сережки и почки деревьев и т. п.). Летом в связи с появлением большого количества насекомых увеличивается доля времени, занятого на их ловлю путем перепархивания по ветвям деревьев и при помощи зависания в воздухе.

10.4. ОБСУЖДЕНИЕ

Гнездовое поведение самца и самки зяблика имеет много общих черт. Особи обоих полов участвуют в охране территории, выкармливании птенцов, вождении выводков. У самцов, как и у самок, наблюдается поведение выбора места для гнезда. Вместе с тем их роли в процессе размножения разграничены.

Основная часть продуктивного поведения самца в гнездовой период[2] — территориальное поведение, включающее в себя пение, рюмение, тревогу, патрулирование территории и ее активную охрану (47.4%), а также сопровождение и охрану самки (15.1%). У самцов затраты времени на продуктивное поведение наиболее велики в предгнездовую фазу, фазы гнездостроения и откладки яиц. На последующих этапах они снижаются (табл. 48). Как уже отмечалось, самцы, размножающиеся поздно, могут даже совсем

[2] Количественное сравнение поведения самца и самки в гнездовой период проводится без учета предгнездовой фазы.

не проявлять родительского поведения. Это указывает на то, что основная функция самца — занятие и охрана территории и привлечение на нее самки, в то время как забота о потомстве — главным образом функция самки. На родительское поведение (насиживание яиц, обогрев и выкармливание птенцов) приходится 82.0% от ее затрат времени на продуктивное поведение в течение полного удачного цикла. Разделение функций между особями различного пола сопровождается следующими особенностями их поведения: в гнездовом поведении самки, как показывает анализ структуры бюджета времени, преобладают формы, не требующие больших энергетических затрат в единицу времени, но занимающие много времени (насиживание яиц и обогрев птенцов). В то же время бóльшая часть форм самцового поведения сопряжена с относительно высокой активностью, поэтому затраты времени на продуктивное поведение у самцов значительно ниже, чем у самок. В среднем на него приходится соответственно 4.84 и 8.32 ч, что составляет 29.79 и 55.59% от светлой части суток.

Глава 11

ПОСЛЕГНЕЗДОВЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ И ПОСТОЯНСТВО МЕСТ ГНЕЗДОВАНИЯ У ЗЯБЛИКА НА КУРШСКОЙ КОСЕ

POSTBREEDING MOVEMENTS AND FIDELITY TO BIRTH REGIONS OF THE CHAFFINCH AT THE KURISCHE NEHRUNG

ABSTRACT

1. During the first few days after leaving of the nest, chaffinch fledglings move over territory 250 m ^{2}. At the moment of the brood disintegration most of fledglings move over 240 m distance from the nest, not more. 92 per cent of 30—40 days old fledglings live over 600 m distance from nest. 75 per cent of native birds depart from the 2 km^2 area by 10 August. The last 3% of native birds depart by 15 October.

2. During July the native birds move in the northern and southern directions with an equal frequency. During the second half of August the native birds move mostly in the southern direction.

3. 94 per cent of the first-year old and adult chaffinches return to the place of previous breeding and hatching during next years. After moderate and early breeding seasons birds from early broods show much higher percentage of returning to the birthplace in next years than those from the late ones. After late breeding season birds from late broods show higher percentage of returning of the birthplace.

4. The young chaffinch imprints a region of future nesting place before the beginning of the intensive postfledgling movement, in the age between 30 and 40 days.

В этой главе дан анализ результатов кольцевания в 1959—1973 гг. молодых и взрослых зябликов в районе полевого стационара «Фрингилла» Биологической станции ЗИН АН СССР на Куршской косе, где расположены стационарные ловушки. Территория, на которой проводили кольцевание птенцов на гнездах и контролировали перемещения местных птиц, составляет 2.13 км^2 (описание исследуемого района см. 0.1).

Для выяснения сроков начала и окончания послегнездовых перемещений молодых и взрослых зябликов на Куршской косе использованы данные о повторных встречах индивидуально меченных цветными кольцами птиц и о повторных поимках в ловушки птиц, окольцованных в тот же год.

Дальность и направленность послегнездовых перемещений зябликов устанавливали на основании анализа данных по повторным встречам и поимкам меченых птиц в районе полевого стационара и в двух других участках косы, где также проводилось кольцевание и отлов птиц (в 12 и 26 км к северо-востоку от стационара).

При исследовании формирования территориальных связей у зябликов с местом будущего гнездования и их привязанности к выбранной гнездовой территории были проанализированы данные по возвращению птиц в последующие годы в районы рождения, поимки и предыдущего гнездования. Особь считалась вернувшейся в район рождения, поимки или предыдущего гнездования, если она в последующие годы была встречена или поймана в сезон размножения на расстоянии не более 2 км от места кольцевания.

11.1. ПОСЛЕГНЕЗДОВЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МОЛОДЫХ И ВЗРОСЛЫХ ЗЯБЛИКОВ

11.1.1. КОЧЕВКИ ВЫВОДКОВ С РОДИТЕЛЯМИ

После вылета из гнезда (в возрасте 11—14 сут) слетки зябликов первые дни держатся непосредственно возле гнезда на территории радиусом 50 м (табл. 57). В возрасте 21—25 сут они распреде-

Таблица 57

Дальность перемещений (м) слетков зябликов в составе выводка и самостоятельно в зависимости от их возраста (по данным наблюдений за мечеными особями и повторных поимок птиц, окольцованных птенцами на гнездах)

Movement distances (m) of young chaffinches after nest leaving according to its ages

Возраст слетков, сут	Количество встреч и поимок	Среднее расстояние от гнезда	lim
11—15	21	47	5—400
16—20	29	150	10—400
21—25	66	196	10—2000
26 *—30	75	237	10—2000
31—35	80	610	10—3500
36—45	82	620	30—20000

* В этом возрасте выводок распадается.

ляются уже на территории радиусом 200 м (табл. 57). В этом возрасте слетки следуют за родителями, которые постепенно уходят от гнезда (Ильина, 1976). К моменту распадения выводка, т. е. к возрасту 28 сут (см. гл. 10), большинство слетков находятся на расстоянии 240 м от гнезда (табл. 57). Максимальное расстояние, на котором был встречен меченый нераспавшийся выводок (в возрасте около 20 сут), составляет 500 м от места рождения.

Выводки с родителями и молодые, ставшие самостоятельными, уходили из района гнезда главным образом в северо-восточном и юго-западном направлениях (рис. 73), что обусловлено расположением Куршской косы относительно стран света.

11.1.2. КОЧЕВКИ МОЛОДЫХ ЗЯБЛИКОВ ПОСЛЕ РАСПАДЕНИЯ ВЫВОДКОВ

После перехода к самостоятельному образу жизни молодые зяблики начинают совершать более дальние перемещения, но все еще в пределах контролируемой нами территории. В возрасте 30—

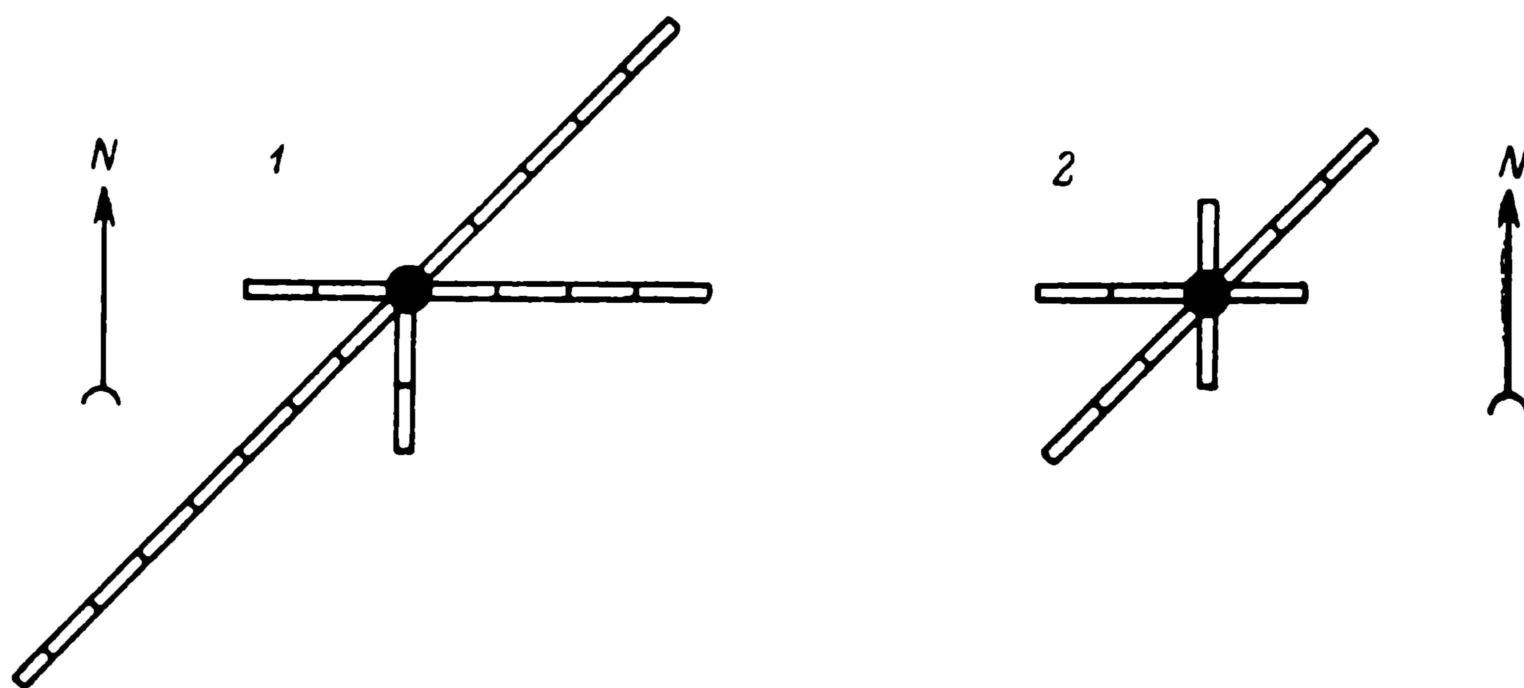


Рис. 73. Направленность послегнездовых кочевок слетков зябликов в составе выводка (*1*) и самостоятельно (*2*) в районе рождения.

Каждый отрезок прямой — одна особь.

Directions of early short-distance movements chaffinch fledglings (*1*) and juveniles (*2*).

Every fragment of the line — an individual bird.

40 сут 92% от всех находок молодых птиц приходятся на расстояние до 600 м от гнезда (табл. 57). Отдельные особи в этом возрасте могут оставаться непосредственно вблизи гнезда или уходить на расстояния более 10 км (табл. 57).

В этот период молодые зяблики встречаются в равной степени как к северу, так и к югу от места вылупления (рис. 73, 74).

11.1.3. СРОКИ УХОДА МОЛОДЫХ ЗЯБЛИКОВ ИЗ РАЙОНА РОЖДЕНИЯ

Наибольшее число последних попаданий местных молодых зябликов в стационарные ловушки приходится на последнюю декаду июля (рис. 75). Большинство особей (75%), родившихся в исследуемом районе, исчезают с контролируемой территории к 10 августа (рис. 75), и лишь 1% птиц задерживается до конца сентября.

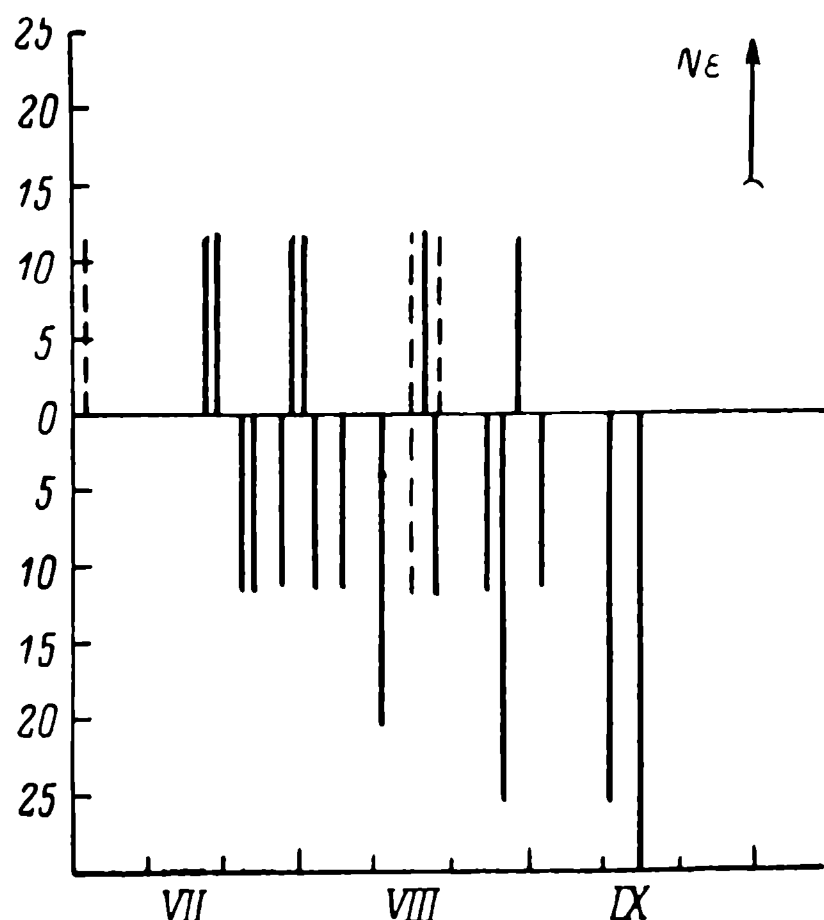


Рис. 74. Направленность и дальность послегнездовых перемещений молодых и взрослых зябликов на Куршской косе.

Сплошные линии — молодые особи; *прерывистые линии* — взрослые особи. *По оси ординат* — расстояние, км.

Directions and distances of postbreeding movements of the juvenile (*solid line*) and adult (*broken line*) chaffinches at the Kurische Nehrung.

Ordinate — distances, km.

Сроки ухода молодых зябликов из района рождения зависят от даты их вылупления (Соколов, 1975). Особи из ранних выводков покидают район рождения раньше, чем из поздних (рис. 76), но в одном возрасте (рис. 77). У молодых зябликов самцы и самки уходят одновременно, но незначительная часть молодых самцов задерживается в районе рождения дольше, чем молодые самки (рис. 75).

Начиная с первой декады июля на исследуемой территории появляются молодые зяблики не локального происхождения. Они не возвращаются в исследуемый район в последующие годы для гнездования. В июле такие птицы составляют среди пойманных около 15%, а в августе их уже больше, чем местных (рис. 78, 79). В сентябре в стационарные ловушки попадаются практически только пролетные молодые зяблики, которые не возвращаются в район кольцевания для гнездования в последующие годы (рис. 78).

11.1.4. СРОКИ УХОДА ВЗРОСЛЫХ ЗЯБЛИКОВ ИЗ РАЙОНА ГНЕЗДОВАНИЯ

Судя по данным повторных попаданий в стационарные ловушки, 51% взрослых местных зябликов покидают исследуемый район во второй половине июля (рис. 75). К 10 августа в этом районе остается 33% особей из общего числа взрослых местных зябликов, повторно попавшихся в стационарные ловушки. Менее 3% особей задерживаются в районе размножения до второй декады октября (рис. 75).

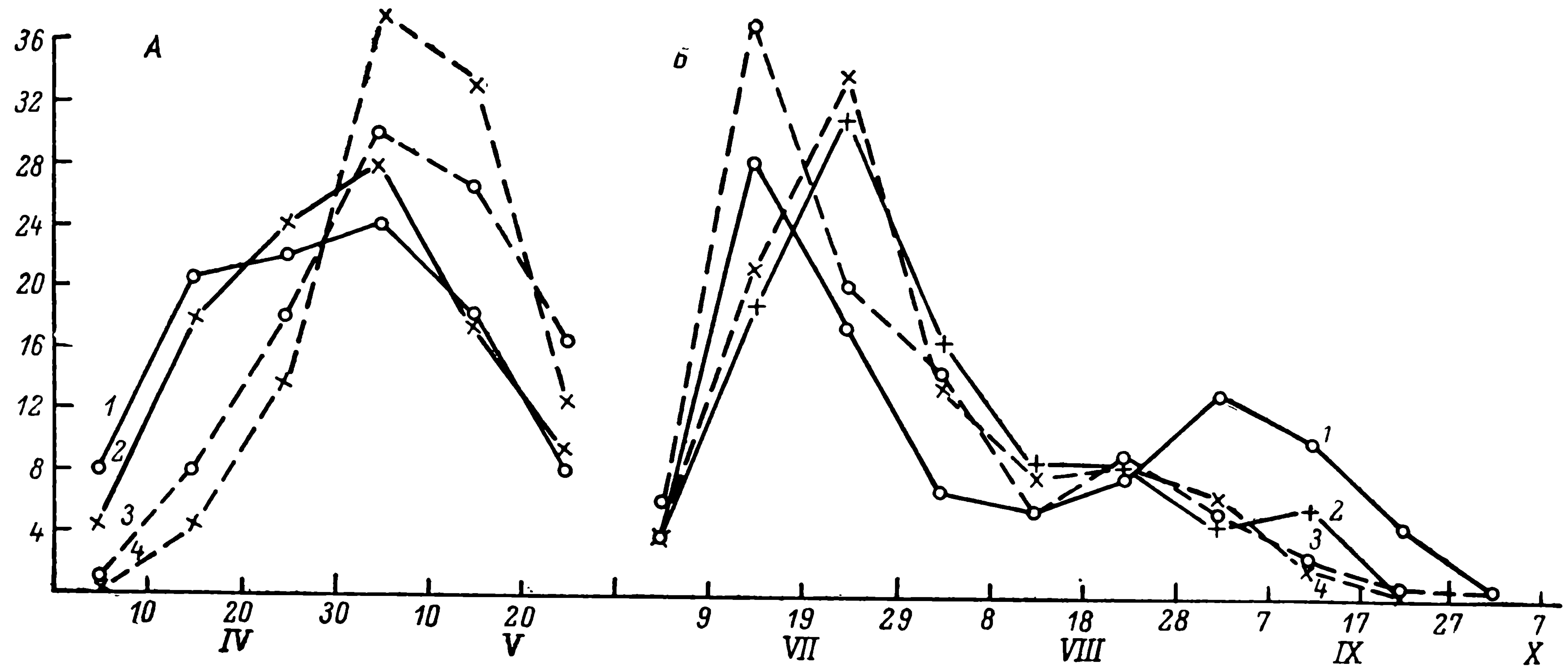


Рис. 75. Последовательность прилета (*А*) и отлета (*Б*) взрослых и молодых местных зябликов на Куршской косе.

1 — ♂♂ ad (n=359); *2* — ♂♂ juv, sad (n=1114); *3* — ♀♀ ad (n=365); *4* — ♀♀ juv, sad (n=800). *По оси абсцисс* — календарь (декады); *по оси ординат* — повторные поимки, %.

Timing of arrivals (*A*) and departures (*Б*) of the juvenile and adult native Kurische Nehrung chaffinches.

Abscissa — calendar; *ordinate* — per cent distribution of recaptures.

Взрослые самцы и самки начинают покидать район гнездования одновременно, однако к сентябрю численность местных сам-

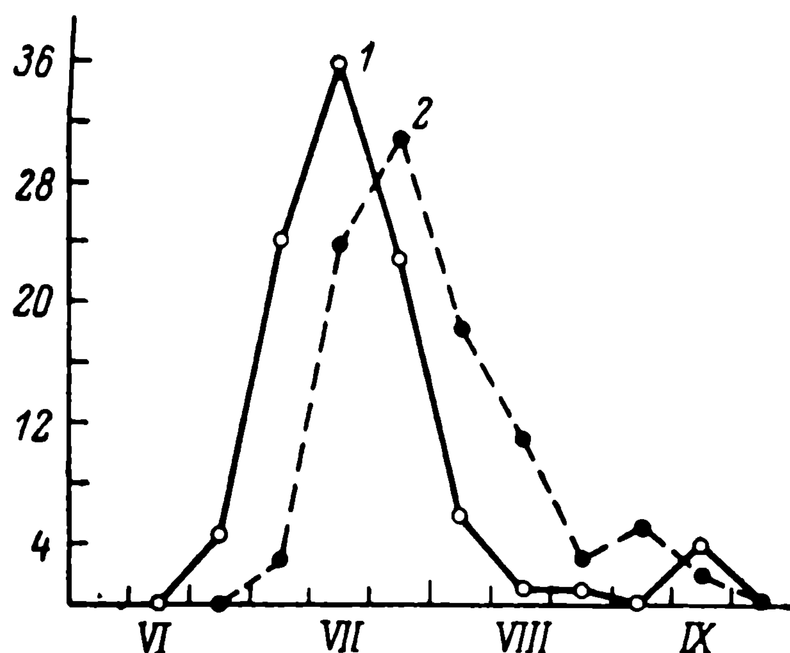


Рис. 76. Сроки ухода из района рождения молодых зябликов из ранних (*1*) и поздних (*2*) выводков.

1 — птенцы окольцованы до 20 июня (n=108); *2* — птенцы окольцованы после 20 июня (n=90). *По оси ординат* — распределение повторных поимок, %.

Calendar dates of departures of the chaffinch juvenile from early (*1*) and late (*2*) broods out of birthplace.

Ordinate — per cent distribution of last recaptures.

цов, оставшихся в районе гнездования, несколько превышает численность самок (рис. 75). Следовательно, некоторая часть

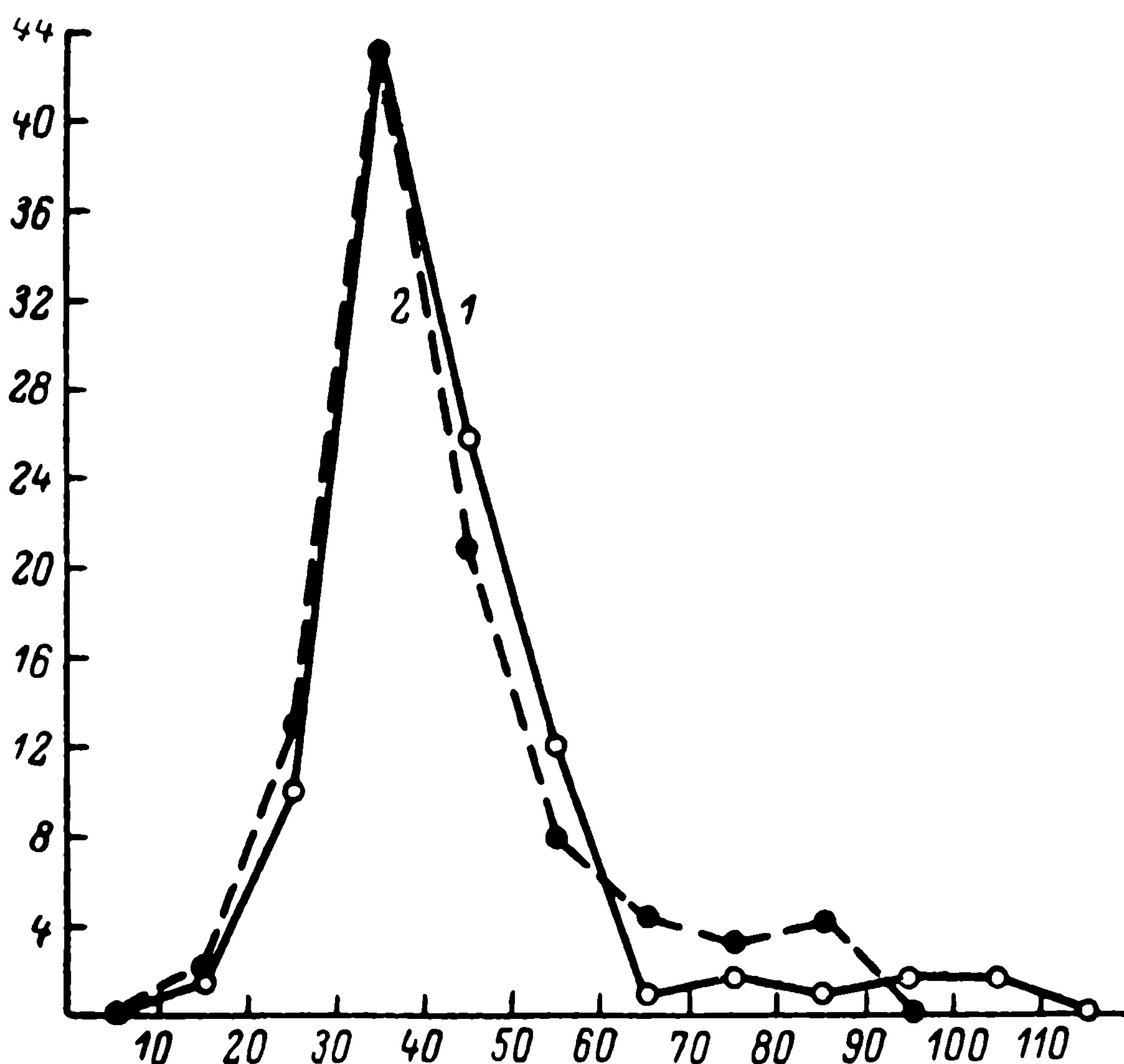


Рис. 77. Возраст, в котором молодые зяблики из ранних (*1*) и поздних (*2*) выводков покидают район рождения.

По оси абсцисс — возраст, сут. Остальные обозначения как на рис. 76.

Ages of chaffinch juveniles from early (*1*) and late (*2*) broods in which they depart out of birthplace.

Abscissa — age, days. The other symbols as in fig. 76.

взрослых самцов покидает локальный район гнездования позже, чем самки. Более поздний отлет самцов из района размножения по

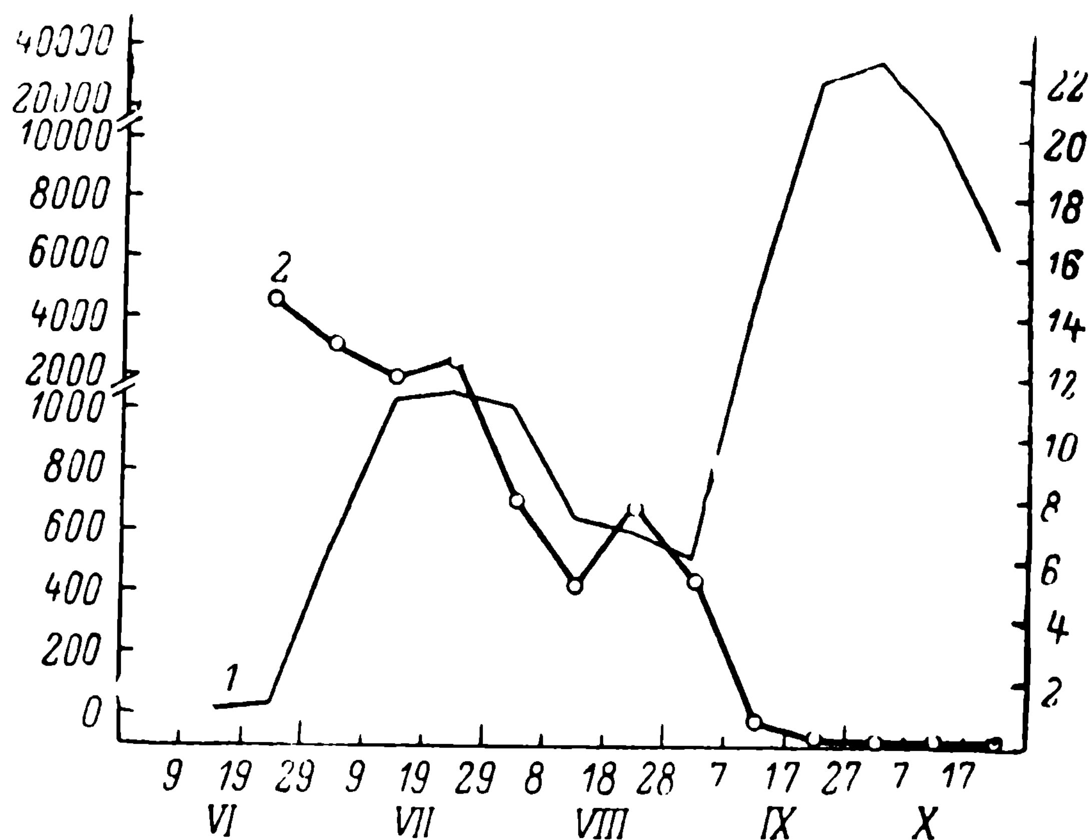


Рис. 78. Возвращение (повторные поимки) в последующие годы зябликов, окольцованных молодыми, в район поимки в зависимости от даты их кольцевания.

По оси ординат: *слева* — число пойманных и окольцованных птиц (*1*), *справа* — число вернувшихся птиц, % (*2*).

Recaptures of chaffinches in the same place during next years after banding as juveniles in relations to calendar date of banding.

Ordinate: *left* — number of trapped and banded birds (*1*), *right* — per cent of returned birds (*2*).

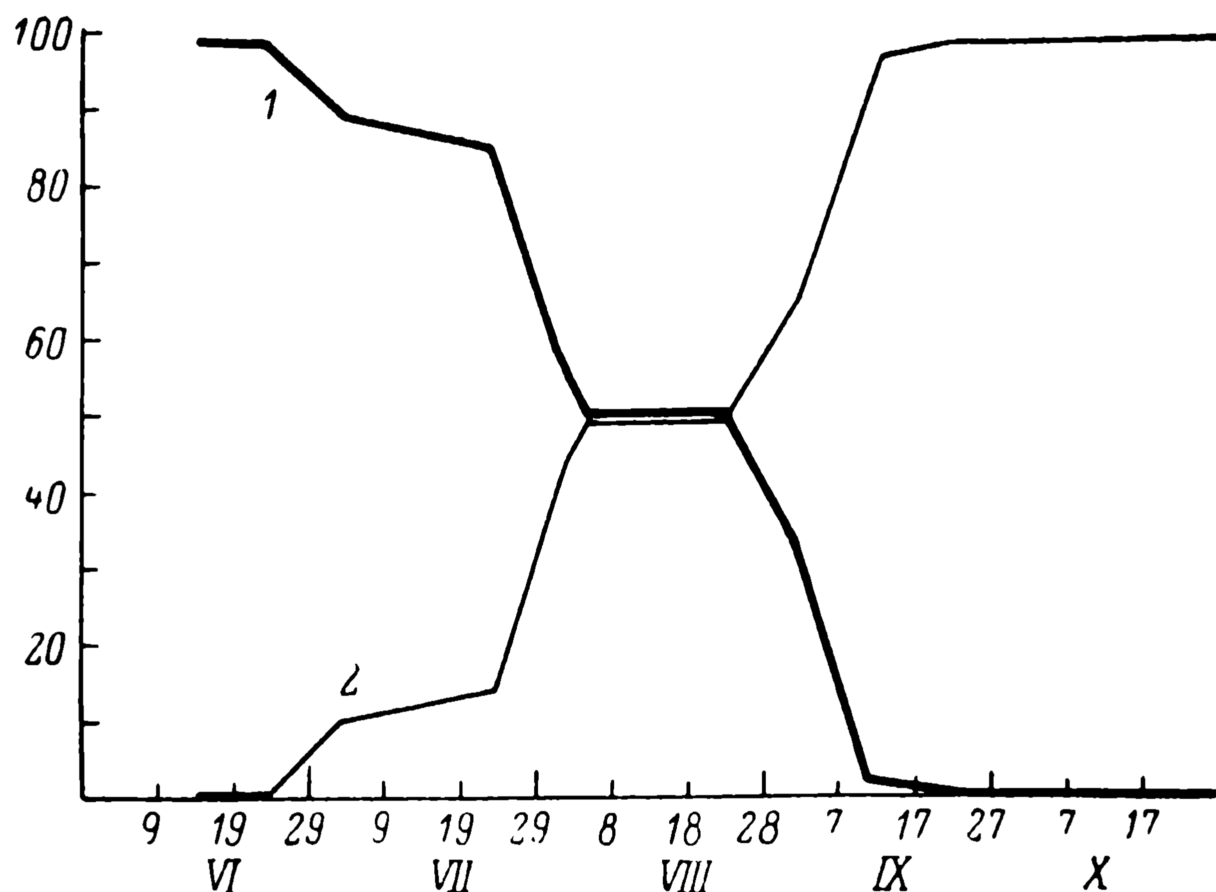


Рис. 79. Соотношение местных (*1*) и пролетных (*2*) молодых зябликов в районе кольцевания.

По оси ординат — число пойманных и окольцованных птиц, %.

Number of trapped juvenile chaffinches passing the Kurische Nehrung during summer months (*2*) and per cent of recaptured native birds (*1*).

Ordinate — per cent of trapped and banded birds.

сравнению с самками отмечен на Куршской косе и у некоторых других воробьиных птиц (Паевский, 1969а).

В начале августа в стационарные ловушки начинают попадаться взрослые зяблики, по-видимому, из других мест, так как

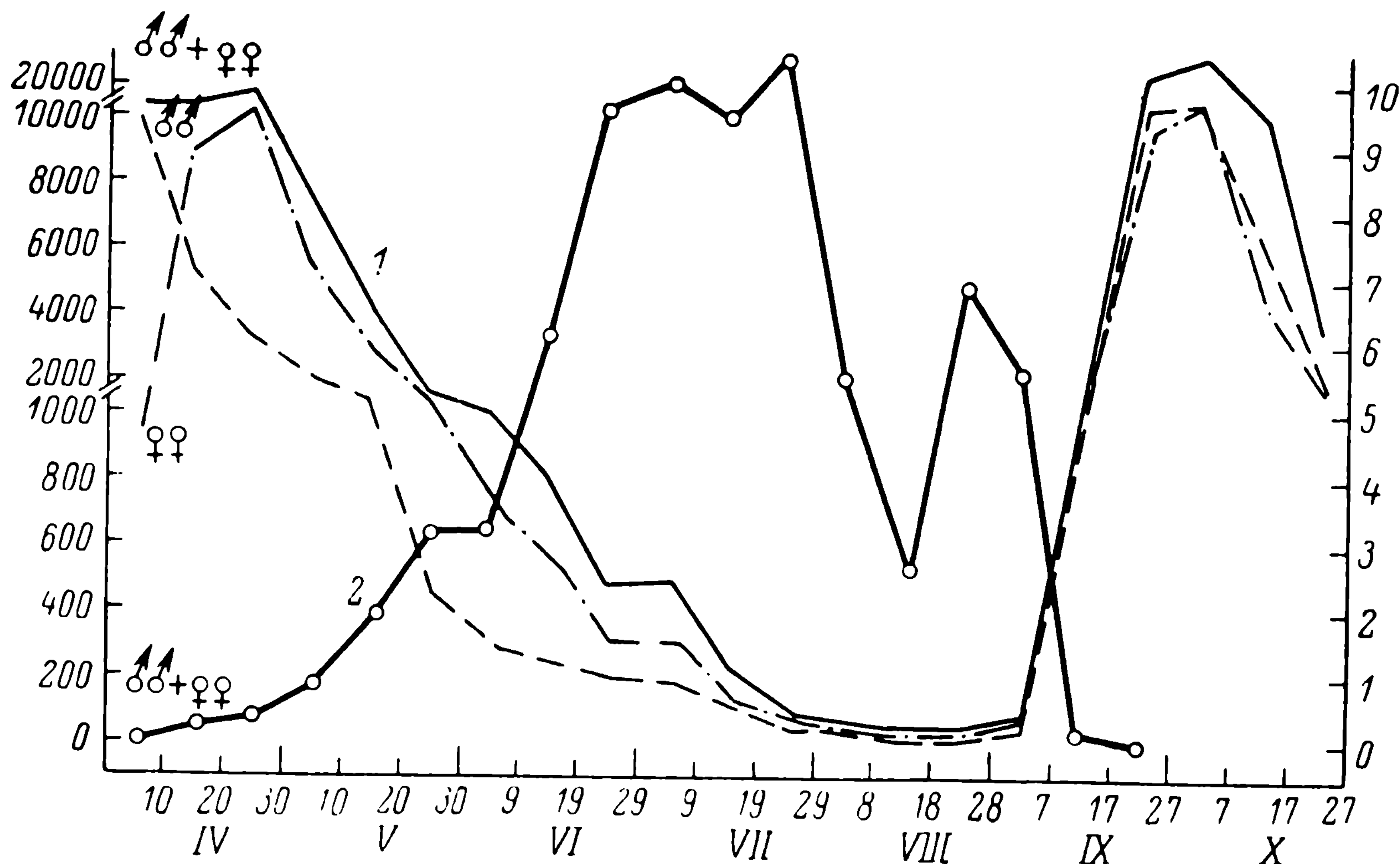


Рис. 80. **Возвращение в последующие годы зябликов, окольцованных взрослыми, в район поимки в зависимости от даты их кольцевания.**

Обозначения как на рис. 78.

Recaptures of chaffinches in the same place during next years after banding as adults in relations to calendar date of banding.

Symbols as in fig. 78.

в последующие годы они не обнаружены размножающимися в месте кольцевания (рис. 80). К середине августа такие птицы составляют половину в общем числе пойманных взрослых зябликов (рис. 81). В середине сентября в стационарные ловушки попадаются только взрослые зяблики из других популяций (рис. 81).

11.1.5. ДАЛЬНОСТЬ И НАПРАВЛЕННОСТЬ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ МЕСТНЫХ ЗЯБЛИКОВ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ ЛЕТА

После ухода из локального района гнездования или рождения взрослые и молодые зяблики начинают перемещаться вдоль Куршской косы (Паевский, 1967б). Уже в июле они встречаются на расстоянии более 10 км от места гнездования или рождения (табл. 58). В августе и первой половине сентября несколько особей было зарегистрировано уже в 26 км и далее от места рождения (табл. 58).

Таким образом, взрослые и молодые зяблики после ухода из локального района гнездования или рождения перемещаются как минимум на несколько десятков километров, и за время кочевок

местные зяблики могут покинуть Куршскую косу и выйти на материковую часть суши.

На Куршской косе в связи с ее формой дальние перемещения птиц возможны только в двух направлениях: северо-восточном и юго-западном. По данным повторных поимок окольцованных зябликов, в июле одинаковое число птиц перемещается в обоих на-

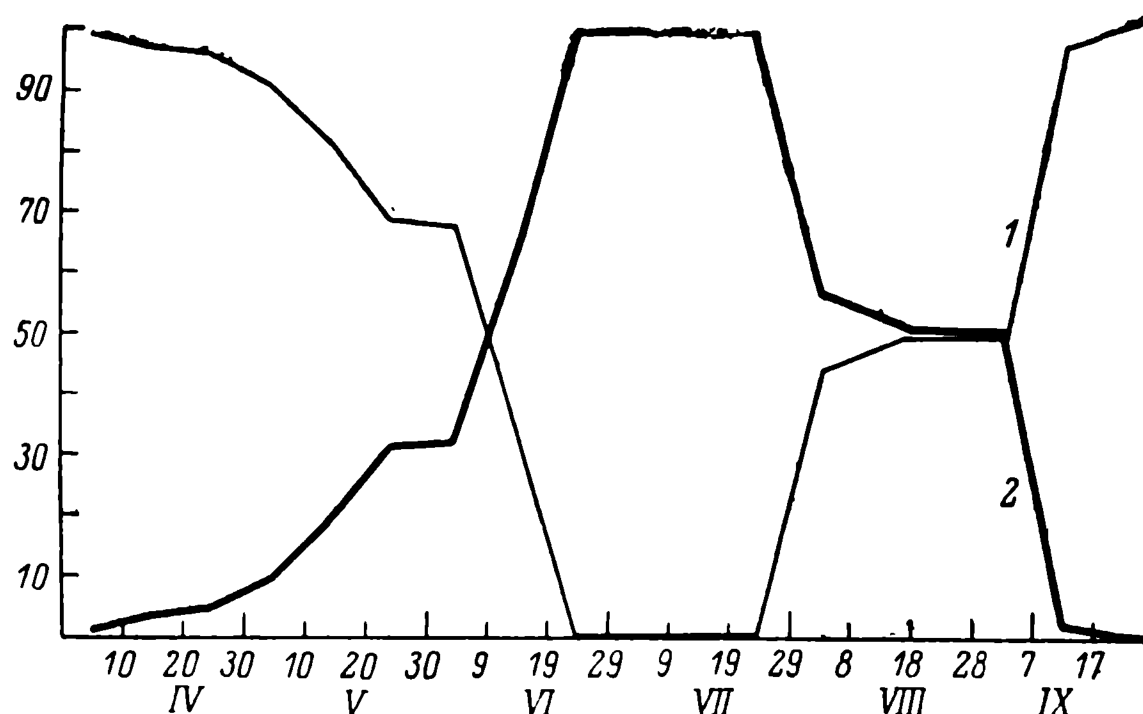


Рис. 81. Соотношение местных (*1*) и пролетных (*2*) взрослых зябликов в районе кольцевания.

Обозначения как на рис. 79.

Number of trapped adult chaffinches passing the Kurische Nehrung during summer months (*2*) and per cent of recaptured native birds (*1*).

Symbols as in fig. 79.

правлениях (табл. 58, рис. 74). Об этом свидетельствуют и результаты по соотношению отловов зябликов в ловушки, ориентированные на северо-восток и юго-запад (Блюменталь, 1970). В экспериментах, проводимых в круглых клетках, в это время также существует большой разброс выбираемых зябликами направлений (Шумаков, 1976а). В августе основная часть дальних встреч местных зябликов наблюдалась юго-западнее места их кольцевания (рис. 74). В это время юго-западная направленность становится доминирующей и при отловах птиц в противоположно ориентированные ловушки (Блюменталь, 1970). В круглых клетках во второй половине августа местные зяблики значительно чаще, чем в июле, проявляют юго-западную ориентацию. В сентябре большинство местных птиц выбирают в круглых клетках направление в сторону зимовок (Шумаков, 1976а).

11.1.6. УХОД ИЗ РАЙОНА ГНЕЗДОВАНИЯ И РОЖДЕНИЯ И ЛИНЬКА ЗЯБЛИКОВ

Большая часть взрослых и молодых зябликов покидает локальный район гнездования или рождения до начала линьки или на первых ее стадиях (Блюменталь, 1971). Лишь 1—3% взрослых

Таблица 58

Дальность и направленность послегнездовых перемещений молодых и взрослых зябликов во второй половине лета

Distances and directions of postbreeding movements of the juvenile and adult chaffinches during second part of the summer

Возраст и пол птицы	Дата кольцевания	Дата [1] поимки	Дальность, км [2]	Направленность
○ juv.	3.7	17.7	12	СВ
♂ juv.	17.7	18.7	12	СВ
♂ juv.	18.7	22.7	12	ЮЗ
♀ juv.	6.7	23.7	12	ЮЗ
♀ juv.	18.7	27.7	12	ЮЗ
♂ juv.	26.7	29.7	12	СВ
♂ juv.	23.7	1.8	12	СВ
♂ juv.	15.7	1.8	12	ЮЗ
♂ juv.	6.7	5.8	12	ЮЗ
○ pull.	22.6	10.8	21	ЮЗ
○ juv.	9.7	16.8	12	СВ
♂ juv.	25.7	17.8	12	ЮЗ
♂ juv.	25.6	24.8	12	ЮЗ
○ pull.	23.6	26.8	26	ЮЗ
♀ juv.	2.8	30.8	12	СВ
♀ juv.	23.8	1.9	12	ЮЗ
♂ pull.	25.6	10.9	26	ЮЗ
♂ juv.	18.7	15.9	40	ЮЗ
♀ ad.	28.6	1.7	12	СВ
♀ ad.	14.7	4.8	12	СВ
♂ ad.	16.7	5.8	12	ЮЗ
♀ ad.	27.7	8.8	12	СВ

Даты поимки расположены в календарной последовательности.

[2] Основные данные по дальности перемещений зябликов на Куршской косе получены с помощью поимок птиц в трех пунктах: на полевом стационаре и в двух других районах, расположенных в 12 и 26 км к северо-востоку от стационара.

и молодых зябликов остаются линять непосредственно в районе гнездования или рождения (рис. 75). Основная же часть птиц линяет вне этого района. По данным учетов и поимок птиц в стационарные ловушки (рис. 78, 80 и 81), в августе и первой декаде сентября на Куршской косе численность зябликов резко снижается, поэтому можно предположить, что зяблики всей популяции Куршской косы линяют преимущественно вне ее.

Осеннее миграционное состояние у большей части местных зябликов развивается не на территории гнездования или рождения, а в других районах.

11.2. ВОЗВРАЩЕНИЕ ВЗРОСЛЫХ И МОЛОДЫХ ЗЯБЛИКОВ НА МЕСТА РОЖДЕНИЯ И ПРЕЖНЕГО ГНЕЗДОВАНИЯ

11.2.1. ВОЗВРАЩЕНИЕ НА МЕСТА ПРЕЖНЕГО ГНЕЗДОВАНИЯ ВЗРОСЛЫХ ПТИЦ

Кольцевание и отлов взрослых зябликов, гнездящихся в районе полевого стационара, показали, что практически все выжившие взрослые птицы возвращаются на прежние места гнездования из года в год. Из 350 окольцованных взрослыми местных зябликов, 47 (13.4%) особей попались в ловушки во время гнездования в последующие годы. С учетом ежегодной смертности взрослых птиц 50.1% (см. 9.6) и эффективности их поимки стационарными ловушками, равной 31.9% (см. 0.4), всего к весне выжили 175 взрослых, а вернулись в район прежнего гнездования 150. Некоторые из них даже занимают свои прежние гнездовые участки (см. гл. 10).

11.2.2. ВОЗВРАЩЕНИЕ НА МЕСТА РОЖДЕНИЯ МОЛОДЫХ ПТИЦ

С 1959 по 1973 гг. в районе полевого стационара окольцовано 1607 птенцов в возрасте 5—10 сут, из них 149 (9.3%) пойманы размножающимися в последующие годы стационарными ловушками в районе рождения. С учетом ежегодной смертности местных молодых зябликов, которая колеблется от 68.5 до 74.3% (см. 9.6), и эффективности поимки их стационарными ловушками, равной 3.2 осо-

Таблица 59

Возвращаемость зябликов в район рождения на Куршской косе
Returning of the chaffinches to the birthplace at Kurische Nehrung

Окольцованы как	Дата кольцевания	Число окольцованных птиц (n_1)	Число повторно пойманных через год и более птиц (n_2)	(n_2/n_1) 100
pull.	1 VI—15 VII	1607	149	9.3±1.8
juv.	20 VI—30 VII	3545	445	12.5±1.3

Продолжение

Окольцованы как	Смертность (m),	(n_2/n_1) (1—m) 100	Коэффициент эффективности отлова, r	(n_2/n_1) (1—m) r
pull.	0.685—0.743	29.4—36.1	1 : 3.2	94.3—100
juv.	0.55—0.60	27.9—31.4	1 : 3.2	89.3—100

бям (см. 0.4), в район рождения для размножения вернулось не меньше 94% выживших молодых зябликов (табл. 59).

Однако не все зяблики, вылупившиеся в разные календарные сроки, возвращаются в район рождения одинаково успешно. Особи

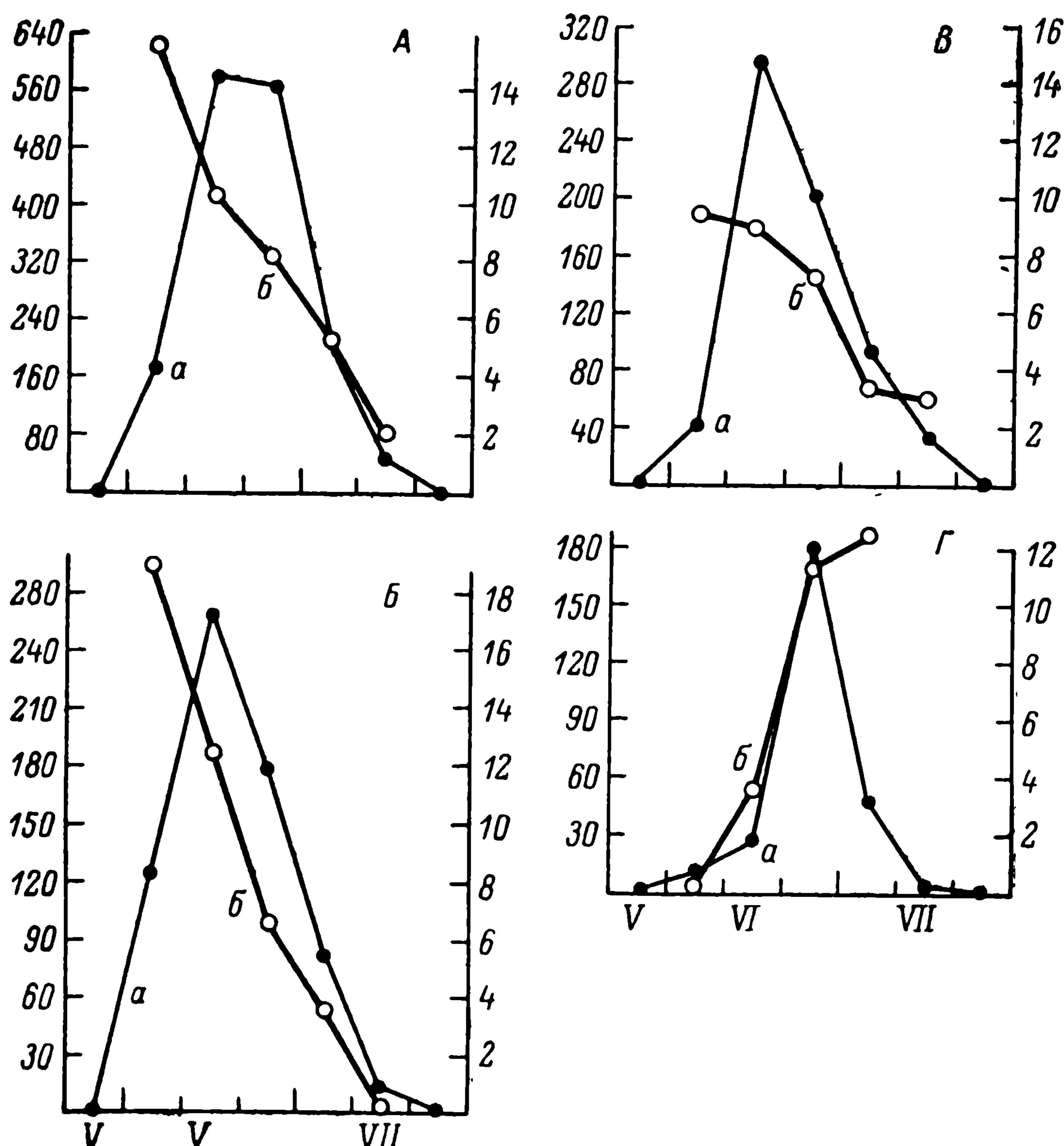


Рис. 82. Возвращение в район рождения в зависимости от даты вылупления в последующие годы зябликов, окольцованных птенцами в годы с разными сроками гнездования.

А — данные по всем годам исследования (1959—1973 гг.); *Б* — данные по годам с ранними сроками гнездования (1961, 1963, 1964, 1966, 1967, 1971, 1972); *В* — данные по годам с нормальными сроками гнездования (1959, 1960, 1962, 1968, 1973); *Г* — данные по годам с поздними сроками гнездования (1965, 1969, 1970). *По оси ординат*: *слева* — количество окольцованных птенцов (*а*), *справа* — количество вернувшихся птиц, % (*б*).

Recaptures during next years of chaffinches which were banded as nestlings in relation to late or early breeding seasons as shown by dates of hatching.

А — data over all years (1959—1973); *Б* — data on years with early seasons, only; *В* — data on years with moderate seasons, only; *Г* — data on years with late seasons, only. *Ordinate*: *left* — number of banded nestlings (*а*), *right* — per cent of returned birds (*б*).

из ранних выводков возвращаются в район рождения достоверно чаще, чем из поздних (Соколов, 1975). Дальнейший анализ показал, что молодые зяблики из ранних выводков возвращаются в большем числе, чем из поздних, если они родились в годы с ранним или нормальным гнездованием (рис. 82) и, наоборот, из родившихся

в годы с поздним гнездованием чаще возвращаются особи из поздних выводков (рис. 82). За 15 лет исследований было всего 3 года с поздним гнездованием, поэтому зяблики из ранних выводков играют бóльшую роль в поддержании генофонда популяции.

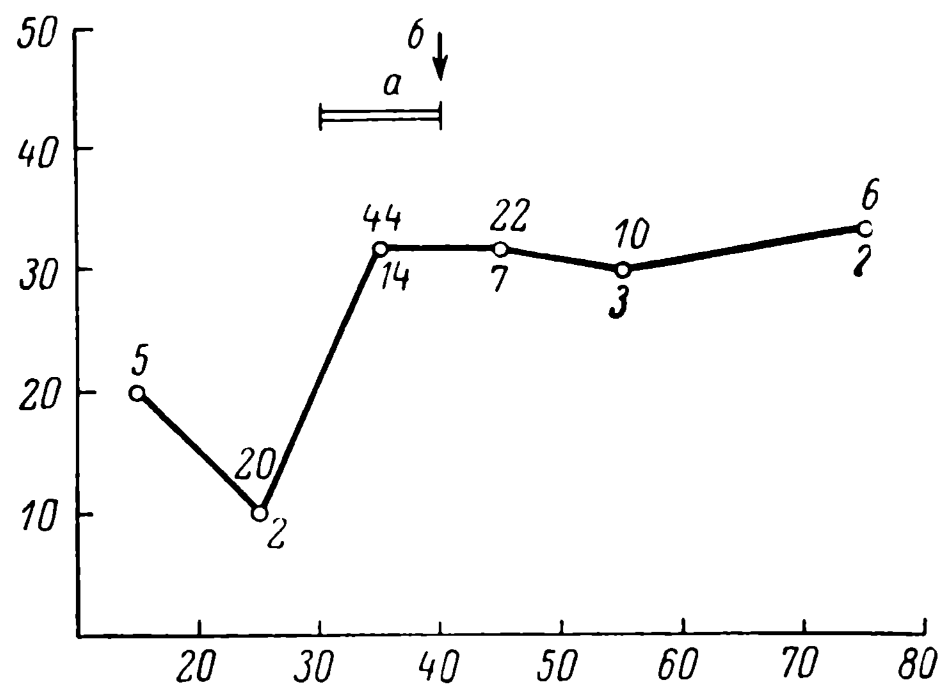


Рис. 83. Возвращение зябликов в район рождения в зависимости от продолжительности пребывания в нем в первое лето.

а — период, когда у зяблика происходит образование территориальных связей с местом будущего гнездования; *б* — возраст, в котором 70% молодых зябликов уходит из района рождения. *Цифры над кружками* — число окольцованных птиц; *цифры под кружками* — число вернувшихся птиц в последующие годы. *По оси абсцисс* — возраст, сут; *по оси ординат* — число вернувшихся птиц, %.

Per cent of next years recaptures of chaffinches (*ordinate*) which were banded as nestlings in relation to time of territory imprinting.

а — age of territory imprinting; *б* — age, in which 70% of birds leaved the birthplace. Number of banded birds — *figures above circles*. Number of recaptured birds — *figures under circles*. *Abscissa* — age, days.

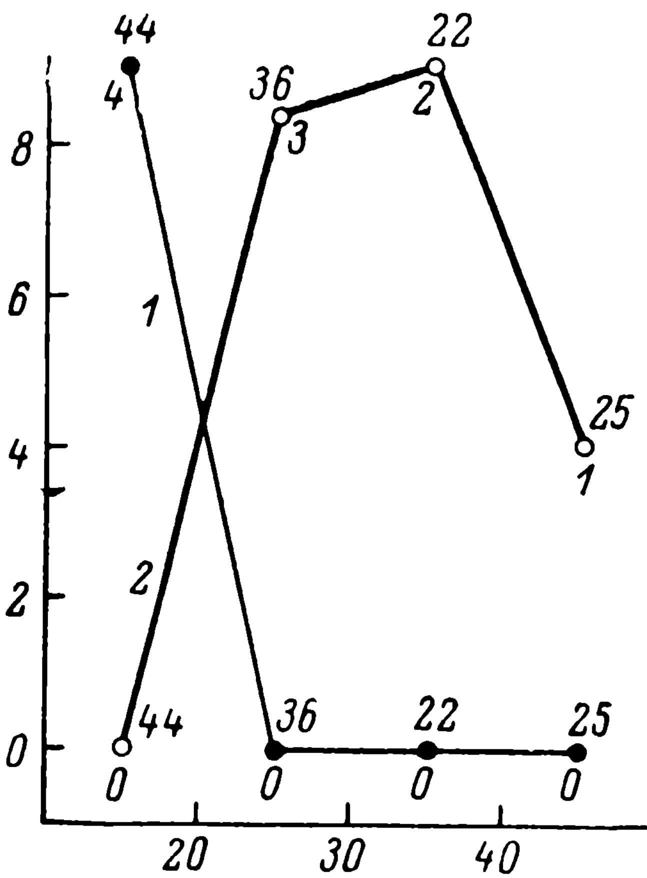


Рис. 84. Возвращение зябликов на следующий год в район завоза (*1*) и рождения (*2*) в зависимости от возраста, в котором их перевезли.

Цифры над кружками — число перевезенных птиц в определенном возрасте; *цифры под кружками* — число вернувшихся птиц на следующий год. Остальные обозначения как на рис. 83.

Returns of the juvenile chaffinches in the next year at release place after transportation (*1*) or to birthplace (*2*) in relation to age of replaced birds.

Number of birds replaced — *figures above circles*; number of recaptured birds — *figures under circles*. The other symbols as in fig. 83.

Основная причина неодинакового возвращения в район рождения зябликов из ранних и поздних выводков предположительно состоит в их разной смертности на первом году жизни (Соколов, 1975). Вариации числа вернувшихся в район рождения птиц из ранних и поздних выводков (по годам), вероятно, зависят от неодинакового влияния неблагоприятных факторов среды на успех развития рано и поздно родившихся птиц в годы с разными сроками гнездования.

Возвращение молодых птиц в район рождения характерно и для некоторых других перелетных видов, гнездящихся на Куршской косе (Соколов, 1976а, 1977), и не является особенностью по-

пуляций Куршской косы. В других географических точках, как островных, так и материковых, молодые птицы некоторых перелетных видов также гнездятся в районе рождения (Curio, 1958; Löhrl, 1959; Аникин, Парахин, 1967; Rheinwald, Gutscher, 1969; Soikkeli, 1970; Verner, 1971; Михельсон и др., 1977).

11.3. СРОКИ ОБРАЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ С МЕСТОМ БУДУЩЕГО ГНЕЗДОВАНИЯ У ЗЯБЛИКОВ КУРШСКОЙ КОСЫ

Поскольку большинство местных зябликов впервые приступают к размножению в районе своего рождения (табл. 59), то можно утверждать, что образование территориальных связей с местом будущего гнездования у зябликов этой популяции происходит до их ухода из района рождения. Основная часть местных молодых птиц исчезает с контролируемой нами территории к началу августа в возрасте 40 сут (рис. 76, 77). Следовательно, к этому времени у молодых зябликов должна уже образоваться связь с местом будущего гнездования.

Сопоставление продолжительности пребывания местных зябликов в районе рождения с их возвращением в последующие годы в этот район показало, что наибольший процент вернувшихся особей был среди птиц, которые находились в районе рождения не менее 30 сут с момента вылупления. Птицы, покинувшие район рождения в более раннем возрасте, возвращаются достоверно реже, чем задержавшиеся в районе рождения до возраста 40 сут (рис. 83).

Перевозки молодых зябликов с места рождения (полевой стационар) в другой, изолированный участок Куршской косы (в 26 км к северо-востоку) показали, что в район рождения на следующий год вернулись только те птицы, которые были перевезены в возрасте более 40 сут (рис. 84). Зяблики, перевезенные в возрасте 20—30 сут, вернулись в район выпуска, а не рождения (рис. 84).

Таким образом, образование территориальных связей с районом будущего гнездования у зябликов изучаемой популяции происходит в течение короткого периода, в возрасте 30—40 сут. Примерно в этом же возрасте происходит образование территориальных связей с местом будущего гнездования и у некоторых других перелетных видов, гнездящихся на Куршской косе (Соколов, 1976а, 1977).

К настоящему времени разными исследователями накоплено много фактов, свидетельствующих о том, что образование территориальных связей с местом гнездования у многих перелетных видов происходит до начала первой осенней миграции (Соколов, 1977). Только у некоторых видов, например *Carpodacus erythrinus*, территориальные связи с местом гнездования образуются, возможно, после завершения первой весенней миграции (Зимин, Лапшин, 1976).

Глава 12

БЮДЖЕТ ЭНЕРГИИ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ЗЯБЛИКОВ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

ENERGY BUDGETS OF WILD CHAFFINCHES DURING BREEDING PERIOD

ABSTRACT

1. Energy budgets of chaffinch male and female were calculated from time budgets (see chapter 10) and data on energy costs of various activities (see chapter 3).

2. Existence energy of free-living chaffinch is 11.13 ±0.31 kcal/day (without energy cost of thermoregulation). Existence energy of caged chaffinch is 11.01 kcal/day at ambient temperature 30°.

3. Average productive energy per breeding cycle is 2.24 kcal/day in male and 2.63 kcal/day in female. A male has a peak of the productive energy during the pair-formation period. A female has the peak during the egg-formation period.

4. Total productive energy expenditures per successful breeding cycle are 186.5 and 179.1 kcal in a male and a female, respectively.

5. Total productive energy expenditures over an average statistical breeding period are 237.0 and 259.0 kcal in a male and a female, respectively.

6. A pair uses 28 per cent of total productive energy for territory defence, 29 per cent for sexual behaviour, 25 per cent for nestlings feeding and 18 per cent for nest-building, egg-formation and incubation.

Цель настоящей главы — рассчитать бюджет энергии птиц в гнездовой период на основе бюджета времени, полученного путем хронометража поведения самцов и самок зябликов. Результаты по бюджету времени самца и самки зяблика в гнездовой период на Куршской косе приведены в гл. 10 (табл. 48 и 49). Для пересчета бюджета времени в бюджет энергии необходимо знать: 1) затраты энергии на каждую из регистрируемых активностей, 2) расход энергии самкой при инкубации и согревании птенцов, 3) расход энергии самкой на синтез яиц, 4) зависимость расхода энергии взрослой птицей на терморегуляцию от температуры среды.

Расход энергии самкой на инкубацию и согревание птенцов рассчитан в гл. 3 (см. 3.3) на основе термометрии и хронометража

насиживания тех же особей, данные о которых приведены в настоящей главе. Расход энергии самкой зяблика на синтез яиц приведен также в гл. 3 (см. 3.2). Измерена зависимость теплоотдачи зяблика при обычной активности в клетке в летнее время. Она равна при температурах среды (T_A) меньше 30° 0.333 ккал/°С·сут (см. 2.2).

Расход энергии измерен не при каждой из наблюдаемых активностей и форм поведения. Измерения на зябликах были сделаны только для следующих типов активности: ночного покоя, дневного покоя, пребывания в позе готовности к действию, пищевой активности, перемещения с помощью ног и полета (см. 2.3.5). Выраженные в отношении к расходу энергии при базальном метаболизме (*BMR*), они образуют ряд от 1 до 16. Остальные формы поведения, расход энергии при которых не измерялся, отнесены к одному из этих основных типов по сходству локомоций или предполагаемому сходству мощности, необходимой для такой активности (см. 3.5).

В результате такого подхода все формы поведения, наблюдаемые у зябликов, были отнесены к одному из 8 уровней расхода энергии (табл. 60 и 61) и выражены в единицах, соответствующих единицам измерения *BMR*. В гнездовой период *BMR* зяблика составляет 0.333 ккал/ч (см. 2.3.1).

Разработка методов пересчета бюджета времени в бюджет энергии открывает очень заманчивые перспективы изучения энергетики свободноживущих птиц и сравнимой оценки эффективности разнообразных форм поведения (Schartz, Zimmerman, 1971; Wiens, Innis, 1973; King, 1974).

Была использована следующая техника расчета. Данные о затратах времени (в часах) за сутки на каждую форму активности умножаются на коэффициент превышения расхода энергии над уровнем *BMR* при этой активности (табл. 60 и 61) и на расход энергии зябликами при *BMR*. При сложении этих величин мы получаем ежедневный энергетический бюджет (*DEB*) зяблика без учета затрат на терморегуляцию. Эти затраты у живущих в клетке птиц отсутствуют при температуре среды 30° (гл. 2), поэтому условно мы считаем, что полученный *DEB* соответствует температуре среды 30°. Затраты дополнительной энергии на терморегуляцию рассчитывались умножением теплопроводности зябликов в гнездовой период при существовании в клетке (0.33 ккал/сут·°С) на 30°—T_A. Прибавляя их к *DEB* при 30°, получаем *DEB* при данной T_A. Бюджет энергии, рассчитанный таким способом по бюджету времени, включает все затраты энергии самцом во всех фазах гнездового цикла, а у самки — во всех фазах, кроме периодов синтеза яиц, насиживания и согревания птенцов. В эти периоды полный *DEB* должен включать еще затраты продуктивной энергии на синтез яиц и на инкубацию. Эти затраты были вычислены и прибавлены к *DEB* соответствующих периодов гнездового цикла самки.

Чтобы отделить затраты энергии взрослыми птицами на себя (энергия существования в природе) от затрат продуктивной энергии на размножение, был использован следующий прием расчета. Бюджет времени делили на непродуктивную (т. е. расходуемую на себя) и продуктивную активности. Затраты энергии на них вычисляли раздельно описанным выше способом. Затем разность между 24 ч и временем, затраченным на себя (эта разность есть время, затраченное на продуктивную активность), умножали на 1.0 *BMR*. В результате получали величину, которая представляет собой энергию, расходуемую на себя в период продуктивной активности. Вычитая ее из бюджета продуктивной активности, получали чистую продуктивную энергию, а прибавляя к энергетическому бюджету непродуктивной активности, — энергию существования.

12.1. БЮДЖЕТЫ ЭНЕРГИИ В ТЕЧЕНИЕ ГНЕЗДОВОГО ЦИКЛА

Вычисленные таким способом затраты энергии на отдельные формы активности и весь суточный бюджет энергии самцов и самок зябликов в последовательные фазы гнездового цикла представлены в табл. 60 и 61. Мы не имеем полных данных о бюджете времени самок в период от момента появления на участке до начала гнездостроения и во время паузы между окончанием постройки гнезда и началом откладки яиц. Однако предварительные наблюдения указывают на то, что в обоих случаях суточное распределение активности сходно с таковым в период откладки яиц. Поэтому мы условно считаем расход энергии самкой в течение этих двух периодов равным расходу энергии на активности в период откладки яиц, исключая энергию, идущую на синтез яиц.

У нас нет также данных о бюджете времени родителей в период вождения выводка. Очевидно, что в начале этого периода затраты энергии родителями сходны с затратами ее перед вылетом птенцов из гнезда, а ко времени приобретения птенцами полной самостоятельности расход продуктивной энергии равен нулю. Поэтому мы приняли, что в среднем затраты продуктивной энергии самцом и самкой в течение всего периода вождения выводка равны половине затрат ее в последние дни выкармливания птенцов в гнезде.

12.2. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА СЕБЯ (ЭНЕРГИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ) В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Рассчитанные по бюджетам времени энергии существования самцов зябликов при условной $T_A=30°$ варьировали от 10.26 до 12.54 (в среднем 11.06 ± 0.46) ккал/сут. У самок энергии существования варьировали от 9.84 до 12.27 (в среднем $11.20 + 0.49$) ккал/сут. Разница между энергиями существования самцов и самок не досто-

Т а б л и ц а 60

Бюджет энергии[1] (ккал/сут) свободноживущего самца зяблика в гнездовой период на Куршской косе[2]
Energy budget[1] (kcal/day) of a chaffinch male through breeding cycle at Kurische Nehrung[2]

Формы поведения	Коэффициент, BMR/ч	Предгнездовой период: до прилета самки (15 сут, $T_A = 7°$)	Предгнездовой период: после прилета (15 сут, $T_A = 10°$)	Гнездостроение (5 сут, $T_A = 12°$)	Откладка яиц (5 сут, $T_A = 12°$)	Насиживание (12 сут, $T_A = 14°$)	Выкармливание птенцов (12 сут, $T_A = 16°$) (возраст в сут): 1	3	5	7	9	11
З а т р а т ы э н е р г и и н а с е б я (б е з з а т р а т н а т е р м о р е г у л я ц и ю)												
Ночной покой	1.00	2.99	2.83	2.66	2.33	2.33	2.66	2.66	2.66	2.66	2.66	2.66
Дневной покой	1.12	0.55	0.38	0.63	0.69	0.89	1.11	1.11	1.11	0.74	0.74	0.74
Поза готовности к действию	1.30	0.86	0.98	1.50	1.54	1.27	2.32	2.49	1.69	2.12	1.92	2.25
Чистка оперения	1.30	0.21	0.09	0.14	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
Купание, питье	1.60	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Кормовое поведение:												
на месте	1.30	0.38	0.38	0.19	0.19	0.15	0.15	0.16	0.17	0.17	0.20	0.19
с передвижением по земле	1.60	1.61	1.59	1.46	1.48	2.63	1.29	1.34	1.43	1.50	1.66	1.59
с перепархиванием	6.00	1.65	1.59	1.47	1.49	1.73	2.43	2.51	2.69	2.81	3.11	2.99
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0	0.10	0	0.21	0.21	0.21	0.26	0.26	0.26
Транспортные полеты	12.00	0.79	0.79	0.07	0.19	0.35	0.71	0.76	0.71	0.71	0.71	0.71
С у м м а[3].		9.07	8.65	8.13	8.10	9.44	10.97	11.28	10.76	11.06	11.35	11.48
Плюс энергия базального метаболизма за время продуктивных активностей		1.98	2.32	2.13	2.41	1.71	1.05	0.87	1.39	1.33	1.30	1.12
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)		11.05	10.97	10.26	10.51	11.15	12.02	12.15	12.15	12.39	12.65	12.60
Э н е р г и я п р о д у к т и в н о г о п о в е д е н и я (м и н у с э н е р г и я BMR з а т е ж е ч а с ы)												
Пение	1.30	0.48	0.39	0.29	0.58	0.34	0.20	0.07	0.06	0	0	0
Рюмение	1.30	0.03	0.04	0 .07	0.03	0.02						

Пинькание:												
на месте	1.30	0.03	0.04	0	0	0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
в полете .	12.00	0	0	0	0.44	0.03						
Патрулирование территории:												
в полете	12.00	0.14	0.07	0.14	0.11	0.25	0	0	0	0	0	0
в ходьбе . .	1.60	0.05	0.04	0.01	0.06	0.07	0	0	0	0	0	0
Агонистическое поведение:												
угрозы .	1.30	0.02	0.02	0	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
драки на земле .	6.00	0.09	0.92	0.08	0.01	0.01						
драки и преследования в воздухе	12.00	0.18	1.44	0.78	0.18	0.07						
Сопровождение самки:												
сидение в позе готовности	1.30	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0
с передвижением по земле	1.60	0	0.07	0.20	0.06	0.10	0	0	0	0	0	0
с перепархиванием .	6.00	0	0	0.65	0	0	0	0	0	0	0	0
в полете . . .	12.00	0	1.46	1.09	1.35	1.06	0	0	0	0	0	0
Сексуальные демонстрации, спаривание	6.00	0	0.01	0.03	0.06	0	0	0	0	0	0	0
Кормление птенцов	1.30	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.03	0.04	0.03
Транспорт корма	12.00	0	0	0	0	0	0.07	0.11	0.26	0.25	0.22	0.18
Сбор корма:												
в позе готовности к действию	1.30	0	0	0	0	0	0	0.01	0.02	0.03	0.03	0.02
с передвижением по земле	1.60	0	0	0	0	0	0.10	0.19	0.36	0.39	0.37	0.32
с перепархиванием .	6.00	0	0	0	0	0	0.40	0.76	1.46	1.61	1.55	1.30
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0	0	0	0.05	0.05	0.15	0.15	0.15	0.15
Продуктивная энергия		1.02	4.50	3.41	2.89	1.97	0.86	1.23	2.37	2.50	2.40	2.04
Расход энергии на терморегуляцию (теплопроводность клеточных птиц (0.33 ккал/° С·сут)×(30° — T_A))		7.65	6.66	5.99	5.99	5.32	4.66	4.66	4.66	4.66	4.66	4.66
Полный суточный бюджет энергии	—	19.72	22.13	19.66	19.39	18.44	17.54	18.04	19.18	19.55	19.71	19.30

[1] Получен путем умножения продолжительности (ч) каждой активности за сутки на энергетический коэффициент отношения ее к базальному метаболизму и на энергии базального метаболизма (0.333 ккал/ч).
[2] Использованы данные о бюджете времени из табл. 48 (гл. 10)

Таблица 61

Бюджет энергии (ккал/сут) свободноживущей самки зяблика в гнездовой период на Куршской косе

Energy budget (kcal/day) of a chaffinch female through breeding cycle at Kurische Nehrung

Формы поведения	Коэффициент BMR/ч	Гнездостроение	Откладка яиц	Насиживание	Выкармливание птенцов (возраст в сут): день вылупления	1	3	5	7	9	11
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)											
Ночной покой .	1.00	2.66	2.33	2.99	2.99	2.83	2.83	2.66	2.66	2.66	2.66
Дневной покой . . .	1.12	0.48	0.22	0.01	0	0	0.37	0.37	0.74	0.74	1.11
Поза готовности к действию	1.30	1.15	0.75	0.13	0	0	0.38	0.40	0.99	1.21	1.21
Чистка оперения	1.30	0.01	0.01	0.02	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08
Купание, питье . .	1.60	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Кормовое поведение:											
на месте	1.30	0.20	0.29	0.08	0.10	0.16	0.16	0.18	0.18	0.19	0.18
с передвижением по земле	1.60	1.59	2.32	1.77	0.87	1.33	1.34	1.51	1.51	1.65	1.51
с перепархиванием .	6.00	1.01	2.37	1.17	1.61	2.49	2.51	2.83	2.83	3.09	2.81
с зависанием в воздухе .	16.00	0	0	0.12	0.15	0.21	0.21	0.26	0.26	0.26	0.26
Транспортные полеты	12.00	1.51	1.07	0.07	0	0.71	0.71	0.71	0.71	0.79	0.79
Сумма		8.62	9.37	6.37	5.81	7.82	8.60	9.01	9.97	10.68	10.62
Энергия базального метаболизма за время продуктивных активностей		2.53	2.68	3.47	4.01	3.63	2.99	2.96	2.17	1.86	1.48
Затраты энергии на себя (без затрат на терморегуляцию)		11.15	12.05	9.84	9.82	11.45	11.59	11.97	12.14	12.54	12.29
Энергия продуктивного поведения (минус энергия BMR за те же часы)											
Тревога (пинькание):											
на месте	1.30	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0
в полете	12.00	0.22	0.25	0.04	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0
Агонистическое поведение:											
на месте . .	1.30		0	0.01							
драки на земле .	6.00	0.03	0.01	0	0	0	0	0	0.01	0	0
драки и преследования в воздухе	12.00		0.14	0							

Сбор гнездового материала:											
с передвижением по земле	1.60	0.89	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0
с перепархиванием .	6.00	0.06									
Полет с гнездовым материалом	12.00	1.10									
Строительство гнезда:											
укладка клювом и грудью	1.30	0.11	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0
укладка крыльями и корпусом . .	1.60	0.21									
Перемещения с самцом:											
по земле .	1.60	0.44	0.08	0.03	0	0	0	0	0	0	0
по воздуху . .	12.00	0.05	1.54	0.33	0	0	0	0	0	0	0
Сексуальные демонстрации, спаривание .	6.00	0.18	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0
Пребывание в гнезде:											
спокойное	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
с активностью	1.30	0	0	0.02	0.01	0	0	0	0	0	0
Кормление птенцов .	1.30	0	0	0	0.01	0.03	0.04	0.05	0.04	0.04	0.04
Транспорт корма в полете	12.00	0	0	0	0.03	0.18	0.22	0.29	0.29	0.33	0.29
Сбор корма:											
в позе готовности . . .	1.30	0	0	0	0.01	0.02	0.02	0.03	0.03	0.04	0.03
с передвижением по земле	1.60	0	0	0	0.05	0.28	0.33	0.47	0.47	0.51	0.47
с перепархиванием .	6.00	0	0	0	0.21	1.23	0.27	1.95	1.95	1.80	1.95
с зависанием в воздухе	16.00	0	0	0	0.05	0.10	0.15	0.20	0.20	0.20	0.20
Продуктивная энергия активностей		3.31	2.15	0.45	0.41	1.88	1.07	3.03	3.03	2.96	2.98
Энергия инкубации				2.60	1.87	2.49					
Энергия синтеза яиц			1.66								
Полная продуктивная энергия		3.31	3.81	3.05	2.28	4.37	1.07	3.03	3.03	2.96	2.98
Расход энергии на терморегуляцию (теплопроводность клеточных птиц (0.33 ккал/C°×сут (30° — T_A)) . . .		5.99	5.99	5.32	4.66	4.66	4.66	4.66	4.66	4.66	4.66
Полный суточный бюджет энергии		20.45	21.85	18.21	16.76	20.48	17.32	19.66	19.83	20.16	19.93

Примечание. Энергия инкубации была рассчитана в разделе 3.3; энергия синтеза яиц рассчитана в разделе 3.2; продолжительность периодов и температурные условия см. табл. 60.

верна. Объединив данные по самцам и самкам, мы получаем величину энергии существования зяблика, равную 11.13±0.31 ккал/сут. В лабораторных условиях энергия существования зябликов при T_A=30° составляет 11.01 ккал/сут. (см. 2.2.1). Таким образом, нами получено полное (в пределах ошибки) совпадение энергии существования, измеренной у птиц в клетках, с энергией существования, рассчитанной по бюджету времени. Это позволяет полностью использовать данные по энергии существования зябликов в клетке для расчетов расхода энергии свободноживущими зябликами.

12.3. РАСХОД ЭНЕРГИИ НА РАЗМНОЖЕНИЕ

Средняя в пределах одной фазы гнездового цикла продуктивная энергия самца варьирует от 0.95 (вождение выводка) до 4.50 (период от прилета самки до начала гнездостроения), составляя за весь цикл 2.37 ккал/сут. Распределение затрат продуктивной энергии самцом на разные типы активности в течение гнездового цикла изображено на рис. 85.

Расход энергии на территориальное поведение у самца высок уже до появления самки на участке; он максимален в период от момента ее появления до начала гнездостроения, а в последующие фазы убывает. С началом выкармливания птенцов самец перестает расходовать энергию на охрану территории. Расход энергии на брачное поведение почти равномерно распределен в течение всего периода от прилета самки до окончания насиживания. Суммарный расход продуктивной энергии самцом распределен в течение гнездового цикла левоасимметрично; с началом гнездостроения продуктивная энергия самца неуклонно уменьшается.

Средние за фазу гнездового цикла продуктивные энергии самок (рис. 85) варьируют от 4.37 (период синтеза яиц) до 1.52 (вождение выводка), составляя за весь цикл 2.63 ккал/сут. Распределение энергии в течение цикла симметричное. а так как самка вступает в гнездовое поведение на 15 сут позднее самца, то период ее высокой продуктивной энергии компенсирует снижение продуктивной энергии самца в фазы цикла, следующие за началом гнездостроения. Самка расходует на охрану территории незначительную энергию с максимумом в период откладки яиц. На брачное поведение расход энергии быстро уменьшается с началом гнездостроения.

Таким образом, между самцом и самкой имеется четкое разделение периодов расхода продуктивной энергии и целей, на которые она расходуется. Это видно как из рис. 85 и 86, так и из сопоставления расходов энергии самцом и самкой на весь успешный гнездовой цикл (табл. 62).

Самец прилетает на 15 сут раньше и расходует наиболее интенсивно продуктивную энергию в начале цикла, когда условия среды для зябликов неблагоприятны (см. 9.7). Самка расходует свою продуктивную энергию позднее, при более благоприятных усло-

виях. Суммарно за весь гнездовой цикл самец расходует 186.5 ккал, а самка 179.1 ккал, т. е. незначительно меньше. Однако самка расходует свою продуктивную энергию за более короткий период,

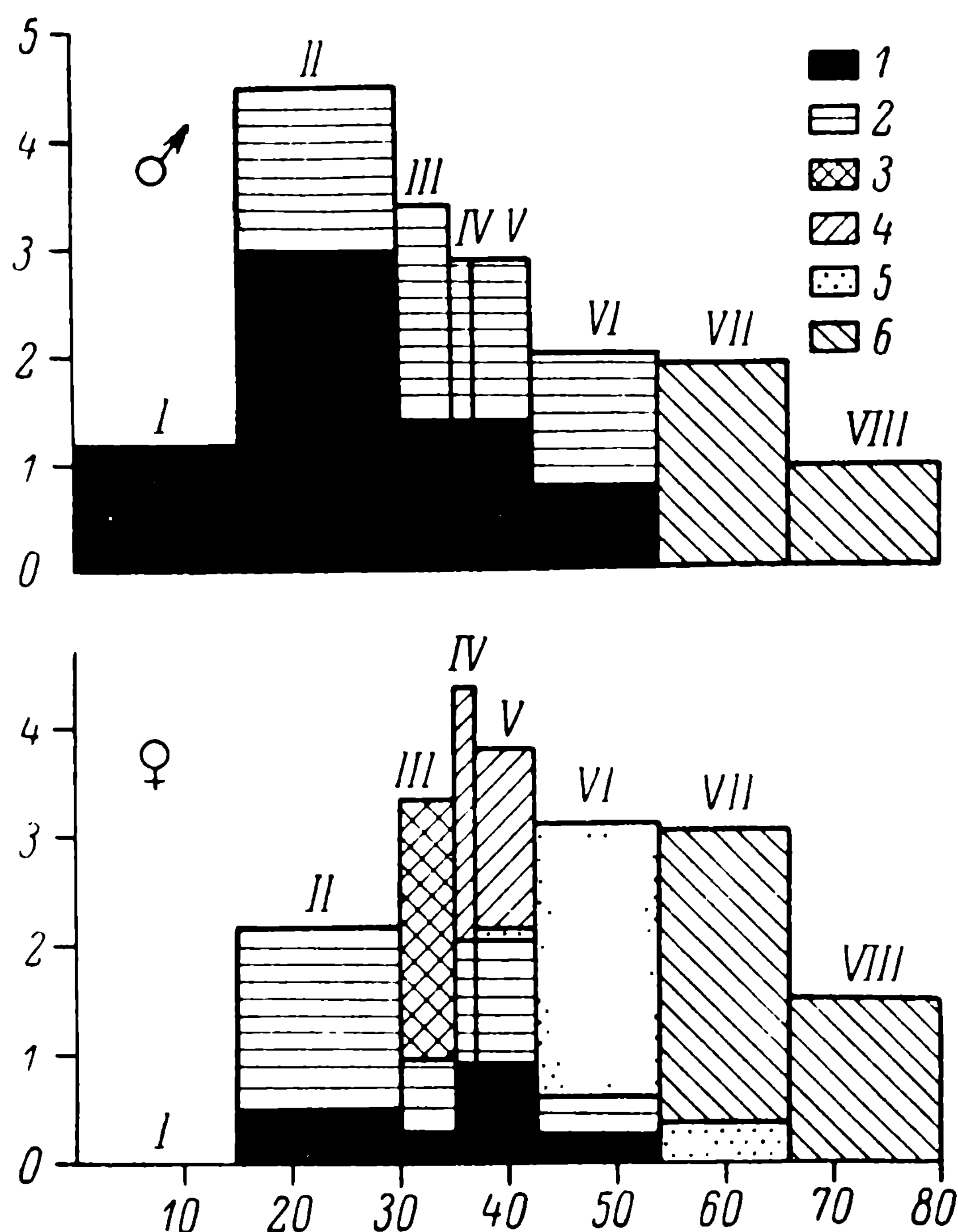


Рис. 85. Продуктивная энергия самца и самки зяблика в течение гнездового цикла на Куршской косе, согласно бюджету времени.

Затраты энергии на территориальное поведение (*1*), брачное поведение (*2*), постройку гнезда (*3*), синтез яиц (*4*), насиживание (*5*), выкармливание птенцов и слетков (6) показаны раздельно для восьми периодов: от прилета самца до прилета самки (*I*), от прилета самки до постройки гнезда (*II*), гнездостроения (*III*), паузы перед откладкой яиц (*IV*), откладки яиц (*V*), насиживания (*VI*), выкармливания птенцов (*VII*) и вождения выводка (*VIII*). *По оси абсцисс* — дни гнездового цикла; *по оси ординат* — продуктивная энергия, ккал/сут.

Productive energy in chaffinch male and female during a breeding cycle at Kurische Nehrung according to time-budgets.

Energy cost of territorial defense (*1*), sexual behaviour (*2*), nest-building (*3*), egg-formation (*4*), incubation (*5*), feeding of nestlings and fledglings (*6*) are shown separately for eight periods of cycle: from male arrive to female arrive (*I*), from female arrive to start of nest-building (*II*), nest-building period (*III*), pause before start of egg-laying (*IV*), egg-laying period (*V*), period of incubation (*VI*), period of nestling feeding (*VII*) and period of fledglings brooding (*VIII*). *Abscissa* — breeding cycle, days; *ordninate* — productive energy, kcal/day.

поэтому как среднесуточный расход ее, так и расход на пике у самки выше.

На один полный успешный цикл пара расходует 366 ккал. Из них 28% тратится на территориальное поведение, 29% на брачные взаимоотношения, 25% на выкармливание птенцов и остальные 18% на строительство гнезда, синтез и инкубацию яиц.

Однако среднестатистическая пара на Куршской косе имеет иной расход энергии на размножение. Вследствие неудач и разорений и повторного размножения она строит 2.1 гнезда, откладывает 7.85 яиц, насиживает в общей сложности 18 сут, выкармливает птенцов в течение 18 сут (см. 9.5). Доля участия самца и самки в кормлении меняется, так как $^1/_2$ самцов не кормят поздние выводки. Расход энергии на такой среднестатистический полный период размножения был нами рассчитан (он представлен в табл. 62). В этом случае расход энергии самкой выше, чем самцом, а расход энергии пары зябликов составляет 496 ккал.

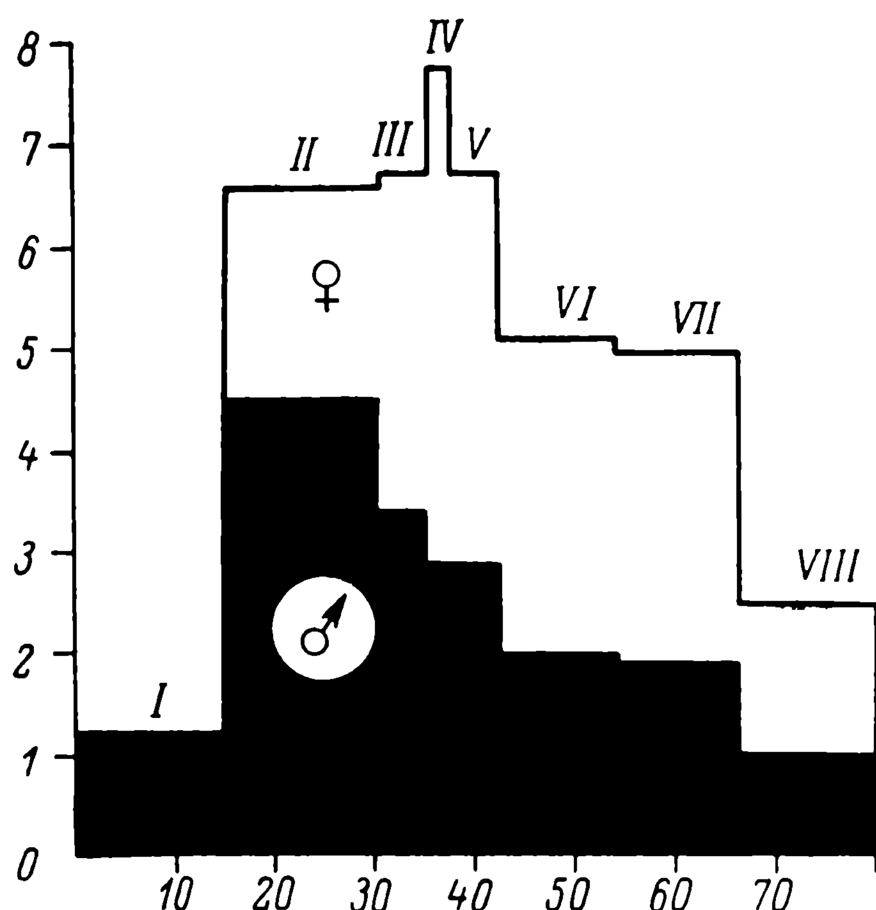


Рис. 86. Распределение расхода продуктивной энергии пары зябликов в течение гнездового цикла.

Обозначения как на рис. 85.

Distribution of productive energy expenditure per chaffinch male, female, and both during breeding cycle.

Symbols as in fig. 85.

Интересно провести несколько сравнений. Для синтеза кладки зяблик расходует 15.4 ккал, т. е. 4% продуктивной энергии. Остальные 96% расходуются им на гнездовое и родительское поведение, т. е. на заботу о яйцах и птенцах. Имея на размножение 259 ккал продуктивной энергии, самка, затрачивая по 3.34 ккал на яйцо (см. 3.2), могла бы снести 77 яиц.

Зяблик — первый вид птиц, у которого определены затраты энергии на весь репродуктивный цикл, поэтому сравнение полученных величин с другими видами пока невозможно. Однако мы можем сравнить результаты наших измерений с затратами теоретически рассчитанными биоэнергетиками. Дольник (1971а) полагал, что расход продуктивной энергии в период размножения составляет 25% энергии существования. Если взять за основу расчета энергию существования зяблика при T_A=30° (11.23 ккал/сут), то расход продуктивной энергии будет равен 2.8 ккал/сут. При продолжительности одного удачного гнездового цикла у самца 83 сут, а у самки 68 сут их продуктивные энергии составят соответственно 232 и 190 ккал (в сумме 422 ккал). По нашим измерениям, затраты продуктивной энергии составляют в среднем за весь цикл 2.54 ккал/сут, т. е. 22.4% энергии существования при 30°. В той же работе утверждалось, что затраты на размножение и линьку — одного порядка. Затраты энергии на линьку у зяблика составляют от 140 до 240 ккал (см. 2.7), что действительно близко

Таблица 62

Полный бюджет затрат продуктивной энергии родителями-зябликами за гнездовой цикл на Куршской косе

Productive energy budget of chaffinch parents over breeding cycle at Kurische Nehrung

Репродуктивные действия	Продуктивная энергия, ккал					
	за один успешный цикл размножения			за один среднестатистический гнездовой период		
	самец	самка	пара	самец	самка	пара
Охрана территории	88.81	13.05	101.86	124.38	17.19	141.57
Брачное поведение	58.98	46.08	105.06	85.42	59.66	145.08
Строительство гнезда	0	12.0	12.0	0	24.12	24.12
Синтез яиц	0	15.40	15.40	0	26.22	26.22
Инкубация	0	39.0	39.0	0	58.50	58.50
Выкармливание птенцов	21.60	26.88	48.48	15.78	38.13	53.91
Вождение выводка	17.10	26.64	43.74	11.45	35.16	46.61
Всего за цикл размножения	186.49	179.05	365.54	237.03	258.98	496.01

к затратам одного родителя на размножение. Анализ всех имеющихся данных по воробьиным показал, что продуктивная энергия размножения составляет при $T_A = 15°$ 14% от энергии существования при той же температуре (Kendeigh et al., 1977). У зяблика энергия существования равна 16 ккал/сут, а продуктивная энергия — предположительно 2.24 ккал/сут. Тогда затраты энергии на гнездовой цикл составляют 188 ккал у самца и 152 ккал у самки (в сумме 340 ккал).

Итак, в соответствии с разными оценками расход энергии парой зябликов на один гнездовой цикл составляет 422, 380 и 340 ккал, а согласно расчету по бюджету времени — 366 ккал. Такое схождение можно считать удовлетворительным, так как различия составляют +15, +4 и —7% от измеренной величины.

Ежедневный энергетический бюджет зяблика в гнездовой период равен 18.5—22.6 ккал/сут, а потенциальная энергия (верхний предел возможностей) — 33 ккал/сут (см. 2.2.2), т. е. он имеет в запасе 10 ккал и более. В этом отношении он весьма отличается от домового воробья (*Passer domesticus*), потенциальная энергия которого в сезон размножения в штате Иллинойс (США) превышает его ежедневный энергетический бюджет лишь на 5—6 ккал, а масса тела на 30% больше, чем у зяблика (Kendeigh et al., 1977).

Глава 13

РОСТ, РАЗВИТИЕ И ЭНЕРГЕТИКА ПТЕНЦОВ ЗЯБЛИКА

GROWTH, DEVELOPMENT AND ENERGETICS OF NESTLING CHAFFINCHES

ABSTRACT

1. Mass increase and energy utilization of nestling chaffinches, during growth and development, are partitioned by means of measurments of basal metabolic rate, caloric content of carcass, and metabolized energy in field and laboratory.

2. Wild nestlings acquire adult body mass (19.8 g) at the age of fledgling (13th day). Rate of body mass increase can fluctuate under environmental conditions, but a chaffinch can grow up to 19 days age. In natural broods, in contrast to laboratory ones, individual variations of body mass are decreased to fledgling time.

3. Caloric content per 1 g of fresh tissue is 0.53+0.09 T (T-age, days). It is a result of the increasing lipid and decreasing of water content in the body.

4. Daily increases in caloric content of the body (production) range from 0.60 kcal/day (T=1 and T=13) to 2.26 (T=5—7), and the average daily increase is 1.48 kcal/day.

5. 65% of the nestling productive energy accumulate in biomass, and 35% dissipate during a new biomass production.

6. Caloric content of the natural food in chaffinch nestling is 4.71 kcal/g dry mass.

7. Average metabolic efficience coefficient in nestlings is 0.744.

8. One sample of food, brought in each parental visit to 3.4 nestlings (mg of dry mass is —10+15 T, with upper average mass 90 mg). The feeding frequency is 60+11 T, with upper limit at 9 days age. 7.82 kcal of food is necessary per 1 g body mass increase of nestlings over nestling period.

9. The energy flow (kcal) through 3.4 nestlings brood, during 13 days of development under average air temperature 17°, is 149.68 (*GEI*), 115.85 (*ME*), 19.17 (*PE*) and 96.68 (*EMR*). *EMR* consists of *BMR* (61.69), energy cost of activity (28.11) and energy loss for thermoregulation (6.88). The last is a negative dependence of a number of the nestlings in the brood (N). During the maximum food intake ages *ME* (kcal/day)=20 $N^{-0.33}$.

10. Energy requirements may be predicted from the following equations (W — g, energy — kcal/nestling in 4-nestlings brood per day):

$GEI=0.5845\ W^{1.20}$, useful between 1 and 8 days age,

$ME=0.4425\ W^{1.20}$, useful between 1 and 8 days age,

$EMR=0.2086\ W^{1.40}$, useful between 1 and 8 days age,

$BMR=0.1865\ W^{1.25}$, useful between 1 and 8 days age.

11. A 4-nestlings brood can compensate heat flow through the nest at second day by *EMR* and at third night by *BMR* heat productions. It can compensate total heat flow through the nest and open top at 5 days old by *EMR* and at 8 day old by *BMR* heat productions. A problem of heat stress is real for a brood from 7 days old. Variations in the number of nestlings in a brood change these critical ages over one day per one nestling.

В литературе количественные данные о росте птенцов разных видов (преимущественно кривые масс тела) достаточно обширны. Для сравнительно многих видов имеются сведения об изменении какого-либо одного энергетического показателя (чаще всего это потребление кислорода одиночным птенцом вне гнезда при разных температурах среды). Эти данные сами по себе недостаточны для расчета пищевых потребностей птенцов и их энергетики, так как они не характеризуют весь поток энергии, проходящий через выводок. Для определения энергетического баланса выводка, который может быть представлен в виде модели потока энергии (рис. 87), необходимо измерять несколько параметров.

Исследований, в которых основные параметры потока энергии через птенца были определены, очень немного (Stiven, 1961; Royama, 1966; Mertens, 1969, 1977; Penny, Bailey, 1970; Sugden, Harris, 1972; Diehl, Myrcha, 1973; Mircha et al., 1973; Norton, 1973; Westerterp, 1973; Blem, 1975; Dunn, 1975; Tomek, 1975; Cain, 1976; O'Connor, 1977). Данные об энергетических потребностях зябликов содержатся только в одной публикации (Дольник Т. В., 1972) и относятся к птенцам в возрасте 7—11 сут. Позднее нами были проведены дополнительные измерения, позволяющие дать полную характеристику энергетического баланса птенцов зяблика из популяции Куршской косы и установить уравнения зависимости метаболизма птенцов от их массы, размера выводка и температуры среды. Уравнения позволяют по этим трем параметрам рассчитывать энергетику птенцов зяблика в других географических точках.

При написании настоящей главы были использованы следующие данные: 1) 939 взвешиваний птенцов зябликов из гнезд популяции Куршской косы, 2) взвешивания и химическое определение калорийности 23 однократных порций корма, принесенных родителями птенцам и отобранных у последних методом наложения лигатур, 3) регистрация числа прилетов родителей с кормом к гнездам с птенцами разного возраста, 4) измерения массы тела, большой, метаболизированной и экскреторной энергий у 37 птенцов, выкормленных вручную в лаборатории, 5) измерения потребления кислорода птенцами разного возраста, ночью, в термонейтральной зоне и 6) химический анализ состава тела 43 птенцов разного возраста.

Методы исследований приводятся в соответствующих разделах главы. Группирование результатов изучения энергетики птенцов возможно либо по признаку возраста, либо по массе их тела. Оба способа имеют свои преимущества. В этой работе мы первоначально объединяли данные по одинаковым возрастам (в днях от вылупле-

ния). После этого большую часть данных пересчитывали в уравнения зависимости энергетических показателей от массы тела птенца. Затем по этим уравнениям рассчитывали изменение пока-

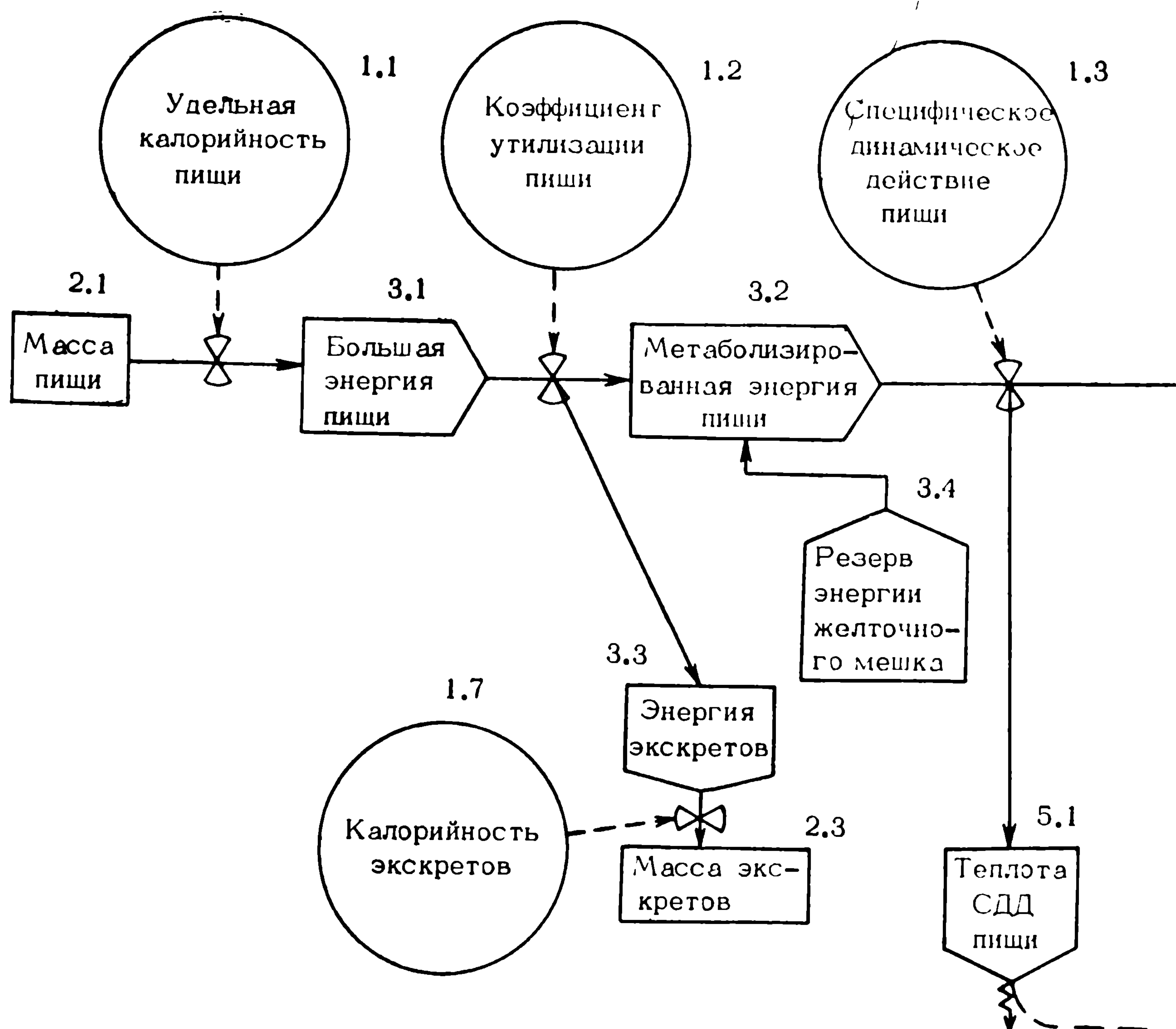


Рис. 87. Модель потока энергии, проходящей через птенца в выводке.

В стрелообразных пятиугольниках — основные показатели энергетического метаболизма; направление потоков показано *непрерывными стрелками. В кругах* — коэффициенты влияющие на преобразование энергии и разделение потоков ее; место их воздействия показано *прерывистыми стрелками.* Факторы среды, влияющие на энергетику птенца, обведены *четырехугольниками.* Конечное состояние энергетических потоков заключено *в прямоугольники.*

Model of energy flow through a nestling in brood.

1.1 — caloric density of food; *1.2* — metabolizable energy coefficient; *1.3* — specific dynamic action; *1.4* — heat balance of a brood; *1.5* — coefficient of the biosynthesis efficiency; *1.6* — caloric density of biomass; *1.7* — caloric density of excreta; *1.8* — ambient temperature; *1.9* — thermal conductance of the nest; *1.10* — heat production of other nestlings; *2.1* — mass of food; *2.2* — increase of nestling mass; *2.3* — mass of excreta; *3.1* — gross energy; *3.2* — metabolized energy; *3.3* — excretory energy; *3.4* — energy of yolk-bag; *4.1* — productive energy of nestling growth; *4.1.1* — heat of biosynthesis; *4.2* — existence energy of a nestling; *4.2.1* — energy of the basal metabolism; *4.2.2* — energy of activity; *4.2.3* — energy of thermoregulation; *5.1* — heat of *SDA*; *5.2* — heat flow from brooded parent; *6* — catabolized energy.

зателей с возрастом, исходя из средней массы тела птенцов популяции Куршской косы, полученной при взвешивании большого числа птенцов в течение нескольких лет. Такой прием позволяет совместить многие достоинства обоих способов группировки мате-

риала и дает конечный результат, описывающий энергетику не конкретной подопытной группы птенцов, а среднестатистического выводка исследуемой популяции.

Рис. 87 (*продолжение*).

13.1. РОСТ МАССЫ ТЕЛА

Измерения проводили в течение 1974—1977 гг. Птенцов из гнезд взвешивали в светлое время суток, а птенцов, содержавшихся в лаборатории, утром, перед первым кормлением. Данные о массах тела диких и лабораторных птенцов и ежедневном увеличении этих масс представлены в табл. 63. Птенцы в лаборатории растут медленнее, чем в природе, и к возрасту 13 сут отстают в массе на 2.3 г. Природные птенцы в этом возрасте имеют массу тела 19.8 г и уже покидают гнездо. В последующие дни они очень медленно увеличивают массу (до 20.8 г). Лабораторные птенцы достигают массы тела 19.8 г на 19-е сут жизни. Выпущенные в природу в возрасте 25 сут, они впоследствии (по данным их отловов) не отличались от природных сверстников. На этом основании можно сделать вывод, что рост лабораторных птенцов был полным, только на его реализацию потребовался больший срок. Индивидуальные кри-

Таблица 63

Масса тела ($M \pm S. E.$, г) птенцов и слетков зябликов Куршской косы, взвешенных в поле (N=939) и лаборатории (N=37)

Body mass (Mean$\pm S. E.$, g) of chaffinch nestlings and fledglings captured in the field (N=939) or maintained in the laboratory (N=37)

Возраст, сут	Природные птенцы	Лабораторные птенцы	Этапы развития птенцов в природе
0	1.95±0.24	(1.95)	
1	2.7±0.2	2.7±0.2	
2	4.2±0.2	3.8±0.2	Просвечивают трубочки перьев
3	6.0±0.3	5.2±0.3	Открываются ушные проходы
4	8.2±0.3	6.7±0.3	Появляются трубочки, открываются глаза
5	10.6±0.3	8.5±0.4	Раскрываются трубочки
6	12.6±0.3	10.4±0.4	Прекращается дневной обогрев
7	14.5±0.4	12.3±0.5	Чистятся, затаиваются, маховые раскрываются
8	15.9±0.6	14.2±0.5	Перемещаются в гнезде, прекращается ночной обогрев
9	16.9±0.2	15.6±0.4	Машут крыльями
10	17.9±0.2	16.0±0.4	
11	18.9±0.2	16.6±0.4	Выходят на край гнезда
12	19.5±0.2	17.1±0.4	Вылет из гнезда
13	19.8±0.2	17.5±0.3	
14	19.8±0.3 *	18.0±0.4	
15	19.9±0.3	18.4±0.3	
16	20.0±0.4	18.7±0.4	
17	20.2±0.4	19.2±0.5	
18	20.2±0.4	19.6±0.4	
19	20.4±0.5	19.8±0.3	
20	20.5±0.5	19.8±0.3	Частично кормятся самостоятельно
25	20.7±0.4	19.8±0.3 **	
30	20.8±0.5	20.7±0.6	Выводок распадается
35	20.8±0.4	20.8±0.5	
40—75	20.9±0.5	20.9±0.5	

* С этого возраста и далее приведены массы повторно пойманных птенцов, окольцованных на гнездах в известном возрасте.

** Окольцованные птенцы выпущены в природу; все последующие массы их тела получены при повторных поимках.

вые увеличения массы тела природных птенцов сильно варьируют, и некоторые из них сходны с лабораторными. Из этого следует, что птенец зяблика может расти (если не достигнет верхнего весового стандарта раньше) в течение 19 сут.

Раздельный анализ масс тела природных птенцов не дал достоверных различий в весовом росте в разные годы; между птенцами из ранних и поздних выводков также не было различий в росте, только в последние дни перед вылетом рост птенцов в поздних выводках замедлялся, возможно, в результате теплового стресса (см. далее) и меньшего участия самцов в выкармливании поздних выводков (см. 10.2.6).

Среди воробьиных есть виды, масса тела птенцов у которых снижается перед вылетом из гнезда (это чаще всего виды, способные к полету сразу после покидания гнезда) или после вылета из гнезда или существенно не изменяется (Ricklefs, 1968; Люлеева, 1971; Hagen et al., 1976; O'Connor, 1977). Зяблики относятся к последнему типу.

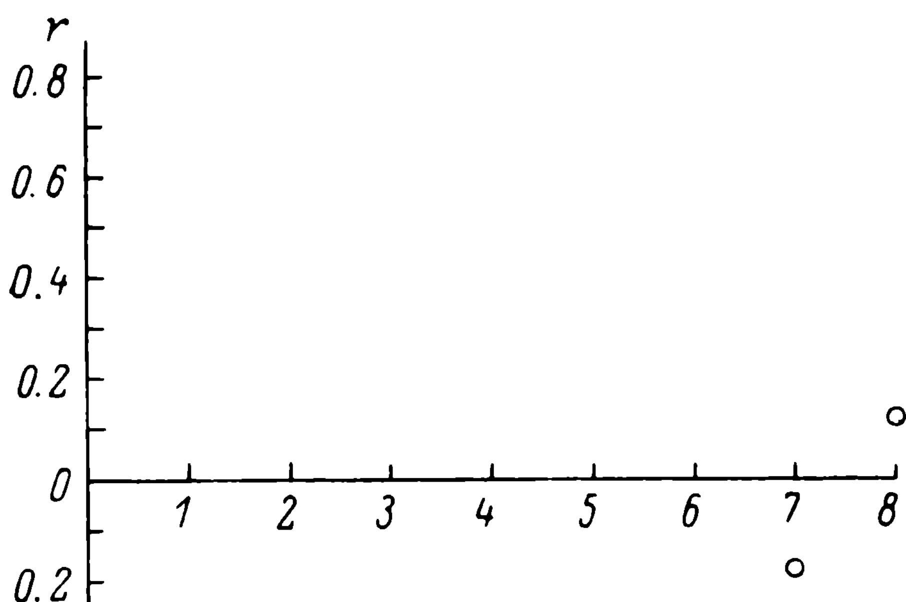


Рис. 88. Коэффициент корреляции (*r*) между массой тела птенцов в день вылупления и массой их тела в последующие дни; естественные выводки.

Зачерненные кружки — достоверный уровень корреляции; *незачерненные кружки* — не достоверный уровень корреляции. *По оси абсцисс* — возраст, сут.

Coefficients of correlation (*r*) between body mass of nestling at hatching day and later days in field.

Solid circles represent significant correlations. *Abscissa* — age, days.

У некоторых видов птиц начальная масса тела птенца при вылуплении влияет на его дальнейший рост: более крупные птенцы сохраняют преимущество в массе тела до конца пребывания в гнезде (Parsons, 1970; Schifferli, 1973; O'Connor, 1975, 1976). Наши данные об индивидуальных массах тела птенцов зябликов в 25 гнездах показывают, что положительная корреляция между начальными и последующими массами тела у этого вида существует на достоверном уровне только в течение первых 3 сут (рис. 88).

Как видно из данных табл. 63, у птенцов в природе диапазон индивидуальных вариаций масс тела возрастает до 7-х сут, а затем сокращается. У лабораторных птенцов в течение первых 13 сут диапазон вариаций массы тела не сокращается. Коэффициент ее вариации у природных птенцов в течение первых 3 сут жизни остается неизменным, но потом сокращается, что указывает на наличие процесса выравнивания роста птенцов в старшем возрасте (рис. 89). У лабораторных птенцов такого выравнивания не происходит. Отсюда следует, что в естественном выводке существует управление ростом птенцов, приводящее к стандартизации их массы. Это управление может осуществляться как

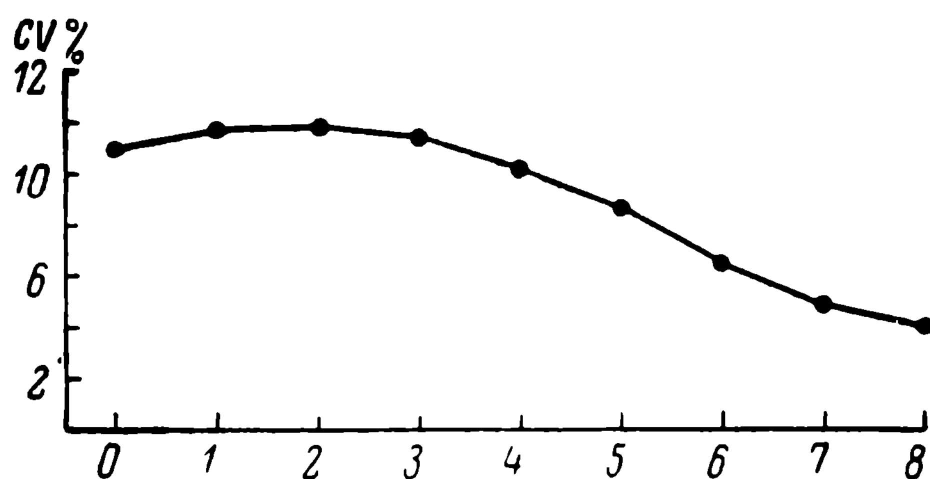


Рис. 89. Изменение коэффициента вариации массы естественных птенцов (*по оси ординат*) с их возрастом (*по оси абсцисс*).

Coefficient of variations of field nestlings body mass (*ordinate*) vs. age (*abscissa*).

избирательным кормлением родителями, так и адаптивным поведением птенцов (Благосклонов, 1961; Хаютин, Дмитриева, 1977).

В одной серии экспериментов мы кормили птенцов в группе по мере проявления их пищевых реакций (рис. 90, *А*). В таких условиях каждый птенец может сам дозировать потребление корма.

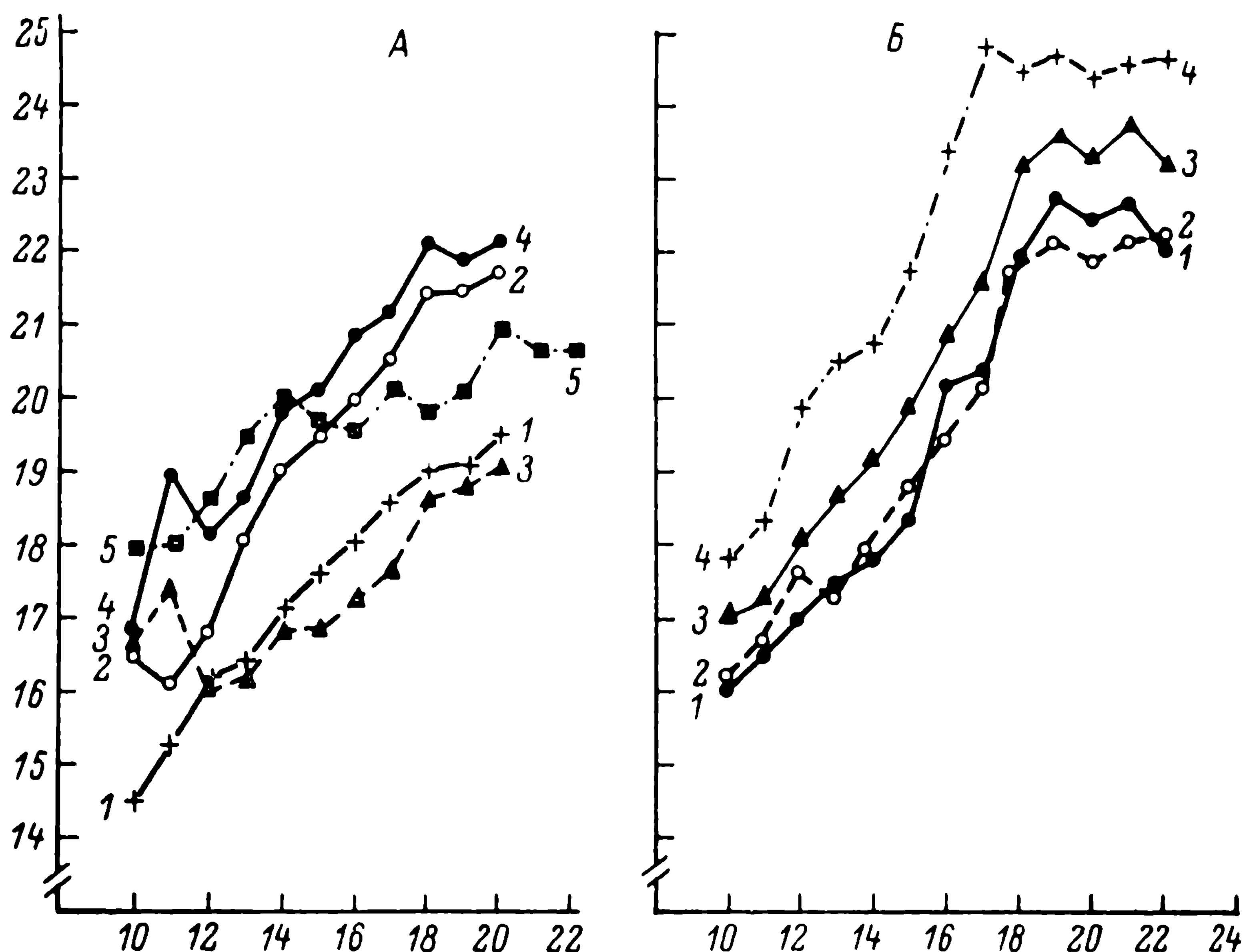


Рис. 90. Изменение массы отдельных (1—5) птенцов, выкармливаемых вручную.

А — кормление по потребности каждого птенца; *Б* — кормление равным количеством пищи. *По оси абсцисс* — возраст, сут; *по оси ординат* — масса тела, г.

Body mass changes in single nestlings (1—5) raised by hand.

A — feeding ad libitum; *Б* — equal feeding. *Abscissa* — age, days; *ordinate* — body mass, g.

Массы тела этих птенцов возрастали с разными индивидуальными скоростями, не параллельно и не стандартизировались. В другой серии экспериментов птенцов кормили порционно, каждому по отдельности стремились скормить одинаковое количество пищи (рис. 90, *Б*). В этой группе массы возрастали с равными скоростями, параллельно, но тоже не стандартизировались. Иными словами, того эффекта, который достигают кормящие родители, нам не удалось достигнуть, ни моделируя справедливое распределение, ни распределяя пищу по потребности птенца, как мы это понимаем. По данным рис. 89 создается впечатление, что зяблики-родители в первые 3 сут жизни, пока у птенцов пищевые реакции спонтанные, также не могут кормить их так, чтобы по мере роста ин-

дивидуальные различия в массе сглаживались. Но начиная с 4-х сут, когда пищевая активность птенцов становится более направленной, между родителями и птенцами возникает какой-то механизм взаимодействия, который фактически позволяет родителям определять индивидуальную массу птенца, рассчитывать количество пищи, необходимое ему для подгонки его массы к среднему ежедневному запрограммированному значению, и обеспечивать его именно этим количеством пищи.

Таблица 64

Становление половых различий массы тела ($M \pm S.E.$, г) у птенцов зябликов, выкормленных в лаборатории

Increasing of the sexual differences of body mass ($M \pm S.E.$, g) in laboratory chaffinch nestlings

Возраст, сут	Самцы ($N=7$)	Самки ($N=7$)	P
8	14.5±0.4	14.3±0.4	0.1
9	15.8±0.3	15.5±0.4	0.1
10	16.8±0.6	16.2±0.5	0.1
11	17.6±0.7	16.5±0.3	0.1
12	17.8±0.4	16.8±0.3	0.05
13	18.9±0.4	17.1±0.3	0.05
14	19.2±0.4	17.6±0.4	0.02
15	19.6±0.3	17.8±0.4	0.01
16	19.7±0.4	18.0±0.3	0.01
17	20.0±0.4	18.4±0.4	0.02
18	20.4±0.4	18.7±0.3	0.01
19	20.9±0.3	18.9±0.3	0.001
20	21.3±0.3	19.4±0.2	0.001
21	21.3±0.3	19.5±0.3	0.001
22	21.1±0.2	20.1±0.3	0.02
23	21.2±0.2	20.1±.02	0.01

Поскольку лишь отдельных самцов можно узнать по малозаметным отличиям в гнездовом наряде, исследовать становление полового диморфизма массы тела у этого вида в полевых условиях трудно. Мы проанализировали массу тела птенцов — самцов и самок, выкормленных в лаборатории (их пол был определен впоследствии, во время постювенильной линьки, когда появились соответствующие признаки в оперении). Половые различия в массе тела лабораторных птенцов не достоверны в первые 12 сут жизни, но начиная с 13-х сут они достоверны (табл. 64). Половые различия в размерах могут возникать как вследствие различий в темпе роста, так и в продолжительности периода роста (Мина, Клевезаль, 1976). У зябликов, видимо, первый путь основной.

13.2. СОСТАВ И КАЛОРИЙНОСТЬ ТЕЛА ПТЕНЦОВ

43 здоровых птенца, погибших от травмы или стихийного бедствия (но не от голода или болезней) в естественных условиях или в лаборатории, были подвергнуты стандартному каркасному анализу (описание методов см.: Дольник и др., 1974) для выяснения соотношения основных компонентов, составляющих их биомассу (рис. 91). Калорийность биомассы птенцов разного возраста

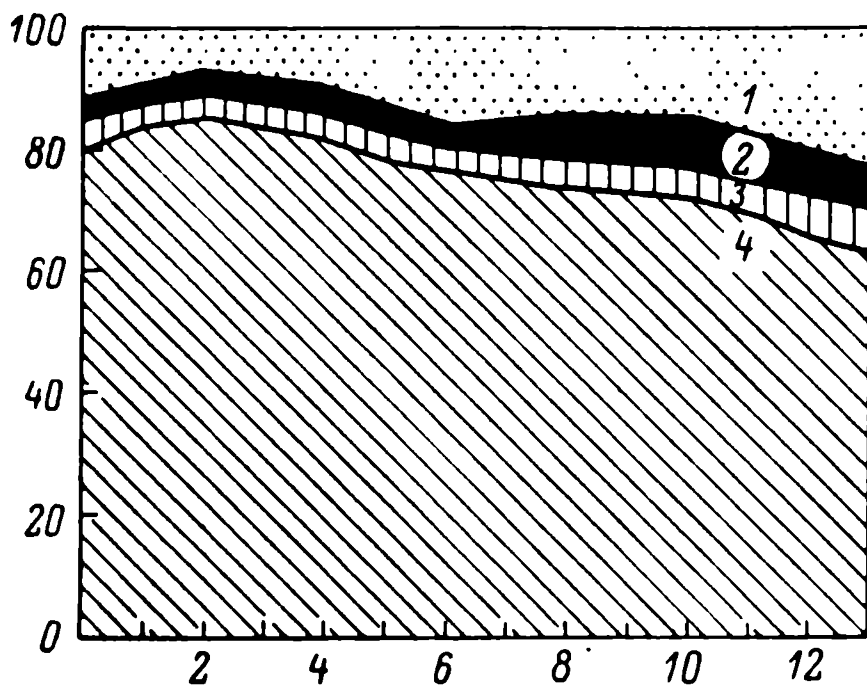


Рис. 91. Состав тела птенцов (*по оси ординат*; $n=43$).

1 — белки и углеводы; 2 — зола; 3 — жиры; 4 — вода. *По оси абсцисс* — возраст, сут.

Body composition of nestlings (*ordinate*; $n=43$).

1 — proteins and carbohydrates; 2 — ash; 3 — lipids; 4 — water. *Abscissa* — age, days.

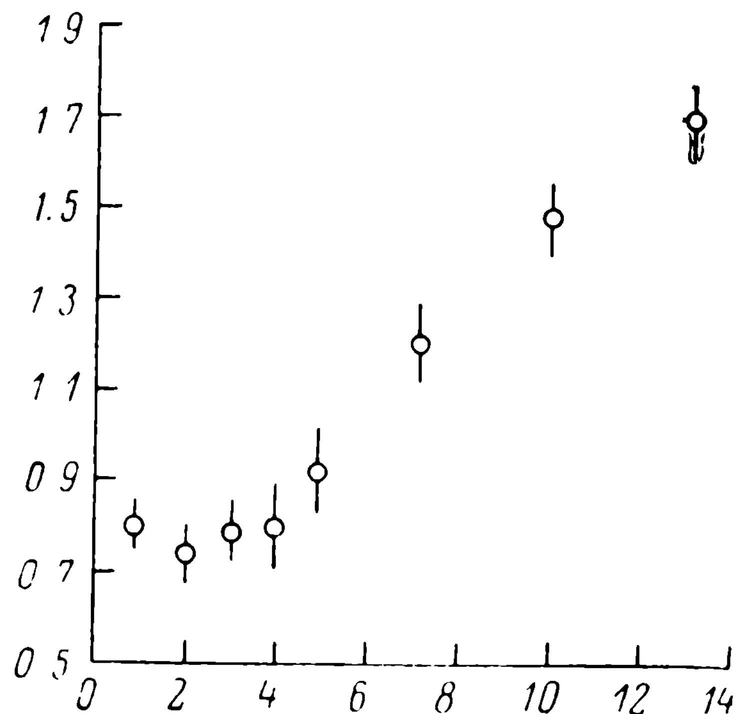


Рис. 92. Калорийность тела птенцов (ккал/г; *по оси ординат*) разного возраста ($n=43$).

По оси абсцисс — возраст, сут.

Caloric content of fresh tissue per g of nestling (*ordinate*; $n=43$).

Abscissa — age, days.

(рис. 92) рассчитана по калорийности входивших в их тело веществ — жиров (9.3 ккал/г) и углеводов и белков (4.2 ккал/г).[1]

Состав тела птенцов зяблика очень сходен с составом тела птенцов других воробьиных (Kale, 1965; Ricklefs, 1967; Myrcha, Pinowski, 1969; Diehl et al., 1972; Westerterp, 1973; Blem, 1975; Mertens, 1977). Во всех случаях, включая зяблика,[2] калорийность птенцов в возрасте 0—1 сут составляла 0.70—0.80 ккал/г и возрастала до 1.6—1.8 ккал/г к моменту вылета из гнезда. В соответствии с замедленным развитием дуплогнездников этот уровень калорийности достигается ими позднее, чем открытогнездящимися видами (у *Passer domesticus* в возрасте 17 сут, у *P. montanus* — 16 сут, у *Parus major* — 16 сут, у *Sturnus vulgaris* — 20 сут, а у зяблика раньше — в возрасте 13 сут).

---

[1] Содержание углеводов в птенце (0.5%) в 20 раз ниже, чем протеинов (Беликов и др., 1975).

[2] По данным Беликова с соавторами (1975), калорийность 3 птенцов зяблика в возрасте 0 сут равна 0.75 ккал/г.

У всех этих видов, включая зяблика, изменения состава тела с возрастом сходны (рис. 91): только что вылупившиеся из яиц птенцы содержат меньше воды, чем в последующие дни (это, видимо, результат потери влаги яйцом в процессе инкубации). С началом питания содержание воды в теле возрастает. В результате этого понижается калорийность грамма биомассы. В последующие дни главным увеличивающимся компонентом становятся протеины, которые птенец получает из пищи. Синтез протеинов, как это всегда бывает (Гаврилов, Дольник, 1974), сопровождается увеличением содержания воды в теле. Ее содержание максимально у зябликов в возрасте 2—5 сут, когда прирост протеинов максимален по отношению к массе тела. Содержание жира в первые дни неизменно или даже понижается, так как птенцы утилизируют остатки жирового запаса желточного мешка и плохо усваивают липиды пищи (Blem, 1975).

После 5-х сут жизни синтез протеинов на грамм массы тела падает, а синтез жиров возрастает. Соответственно относительное содержание воды в теле понижается, что можно связать с 1) замедлением синтеза протеинов, 2) усилением синтеза жиров, связывающего часть воды (Дольник и др., 1974), 3) увеличением потерь воды на респирационное охлаждение, необходимое для сопротивления перегреву (Mertens, 1977), и 4) недостатком поступления воды с пищей (Mertens, 1977).

13.3. ПРОДУКЦИЯ И ПРОДУКТИВНАЯ ЭНЕРГИЯ РОСТА

На основании изменений средней масы тела птенцов с возрастом и калорийности их биомассы мы рассчитали изменение энергии, аккумулируемой ежедневно в растущем теле птенца (табл. 65).

Синтез новой биомассы продолжается до 14-суточного возраста и имеет абсолютный максимум в течение первых 4—8 сут жизни. Суммарная продуктивная энергия (*PE*) за весь период роста составляет 19.17 ккал. Она обеспечивает увеличение массы тела на 19.0 г, т. е. в 1 г прироста массы тела птенца аккумулируется в среднем 1.01 ккал энергии.

В течение периода роста птенец потребляет 150 ккал пищи и усваивает всего 116 ккал (см. далее). Коэффициенты эффективности продукции биомассы птенцом составляют соответственно $PE/GEI = 0.129$ и $PE/ME = 0.165$. Для полевого орнитолога более удобно обратное отношение — $GEI/PE = 7.82$, — показывающее, что для создания 1 ккал биомассы птенец потребляет 7.82 ккал пищи. Учитывая калорийность биомассы, получаем, что при синтезе 1 г тела птенец зяблика потребляет 7.9 ккал пищи.

13.4. БАЗАЛЬНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ

Базальный метаболизм (*BMR*) измеряли в ночное время по потреблению кислорода группой из 4 или 5 птенцов в гнезде, помещенном в термостатическую камеру. Температура воздуха в камере была

Таблица 65

Прибавка массы (W, г/сут), удельная калорийность биомассы (X, ккал/г) и продуктивная энергия роста (PE, ккал/сут) птенцов зяблика из популяции Куршской косы

Body mass gain (W, g/day), caloric density of biomasse (X, kcal/g) and productive energy (PE, kcal/day) of nestling chaffinches

Возраст, сут	Прибавка массы тела, г/сут (W)	Удельная калорийность биомассы, ккал/г (X)	Продуктивная энергия роста, ккал/сут ($PE = WX$)
1	0.75	0.80	0.60
2	1.5	0.75	1.12
3	1.8	0.78	1.40
4	2.2	0.80	1.76
5	2.4	0.94	2.26
6	2.0	1.08	2.16
7	1.9	1.19	2.26
8	1.4	1.27	1.78
9	1.0	1.36	1.36
10	1.0	1.46	1.46
11	1.0	1.53	1.53
12	0.6	1.62	0.97
13	0.3	1.70	0.51

36° для птенцов в возрасте 1—5 сут, 30° для птенцов в возрасте 6—9 сут и 24° для птенцов старше 9 сут. Эти температуры были выбраны на основании данных (Mertens, 1977) о границах термонейтральной зоны у выводков *Parus major*. Отсутствие гипертермии и гипотермии во время опыта контролировали по показаниям термистора, помещенного внутрь выводка. Температура выводка считалась нормальной, если она была 38.0—40.5° у птенцов моложе 9 сут и 40.0—41.5° у птенцов старше 9 сут. Полученные величины потребления кислорода делили на число птенцов в выводке и пересчитывали в ккал/сут, используя соотношение 1 л O_2=4.8 ккал.

Результаты измерений представлены на рис. 93 в форме зависимости *BMR* птенцов от их возраста. Птенец зяблика в 1-е сут жизни имеет *BMR* 0.429 ккал/сут, а к возрасту 13 сут достигает постоянного уровня *BMR* 7.85 ккал/сут, что равно *BMR* взрослого зяблика.

Зависимость *BMR* от массы птенца (W, г) описывается уравнением:

$$BMR\ (\text{ккал/сут}) = 0.1865\ W^{1.25}.$$

Эту зависимость можно сопоставить с уравнениями, полученными для птенцов других видов. У *Parus major* показатель степенной зависимости в сходном уравнении 1.278, и птенец достигает уровня *BMR*, равного уровню взрослой птицы, на 15-е сут жизни

(Mertens, 1977); у *Passer domesticus* этот показатель 1.225, и *BMR* птенца становится равным *BMR* взрослой особи на 16-е сут (Blem, 1975). Если сделать два допущения: 1) что уравнение с наклоном 1.25 пригодно и для описания энергетики птенцов других воробьиных и 2) что *BMR* птенца достигает уровня *BMR* взрослой птицы в том возрасте, когда масса птенца (W_{juv}) достигает массы

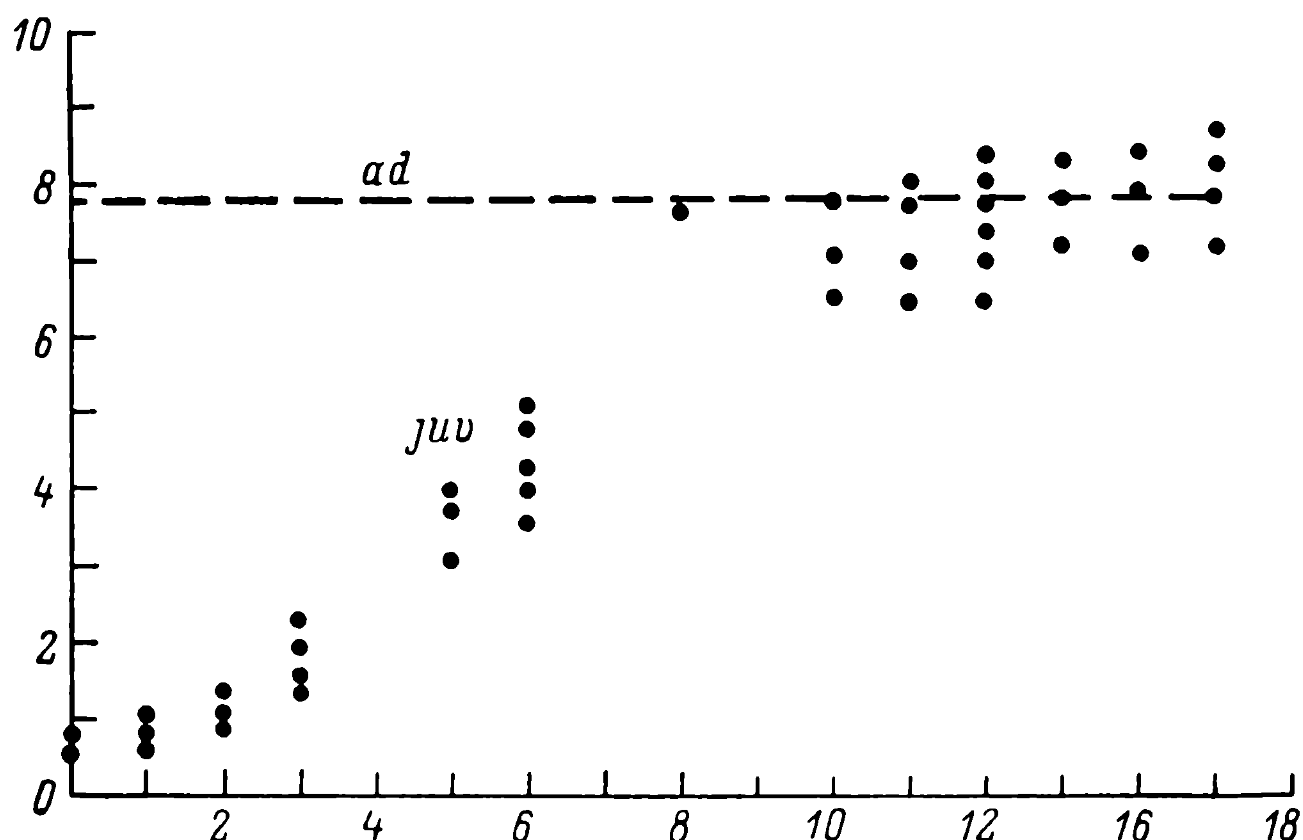


Рис. 93. Базальный метаболизм (ккал/сут; *ось ординат*) у птенцов зяблика разного возраста.

Прерывистая линия — уровень базального метаболизма взрослых зябликов.

Basal metabolic rate (kcal/day; *ordinate*) in nestlings.

Horizontal dashed line represent *BM* rate in adult chaffinch.

взрослой птицы (W_{ad}), то предыдущее уравнение можно записать в виде

$$BMR_{juv} = aW_{ad}^{(k-1.25)}\ W_{juv}^{1.25},$$

где a и k — параметры уравнения зависимости *BMR* взрослых птиц разных видов от их массы (см.: Lasiewski, Dawson, 1967; Kendeigh et al., 1977). Такой прием позволяет рассчитывать *BMR* птенца любой воробьиной птицы, если известна масса птенца и масса взрослой птицы. Этот показатель метаболизма позволяет оценить тот минимальный поток тепла, который продуцирует выводок птенцов, если температура их тела нормальная.

13.5. ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ И БОЛЬШАЯ ЭНЕРГИЯ

Для измерения потребления пищи выводки птенцов содержали в лаборатории в гнездах, пока они сами не покидали гнездо, после чего они жили в клетках. Температура воздуха в помещении была 36° для птенцов в возрасте до 4-х сут и постепенно понижалась с возрастом вплоть до 24° Все эти температуры близки к термоней-

тральным для выводков соответствующего возраста. Часть измерений проводили при более низких температурах среды.

В течение всей светлой части суток птенцов кормили до насыщения через каждые 30—40 мин сырой смесью, состоящей из коммерческого корма для насекомоядных птиц (фирмы *Sluis*), вареных куриных яиц, мучных червей и живых хирономид. Пробы корма анализировали и вычисляли их калорийность. По результатам

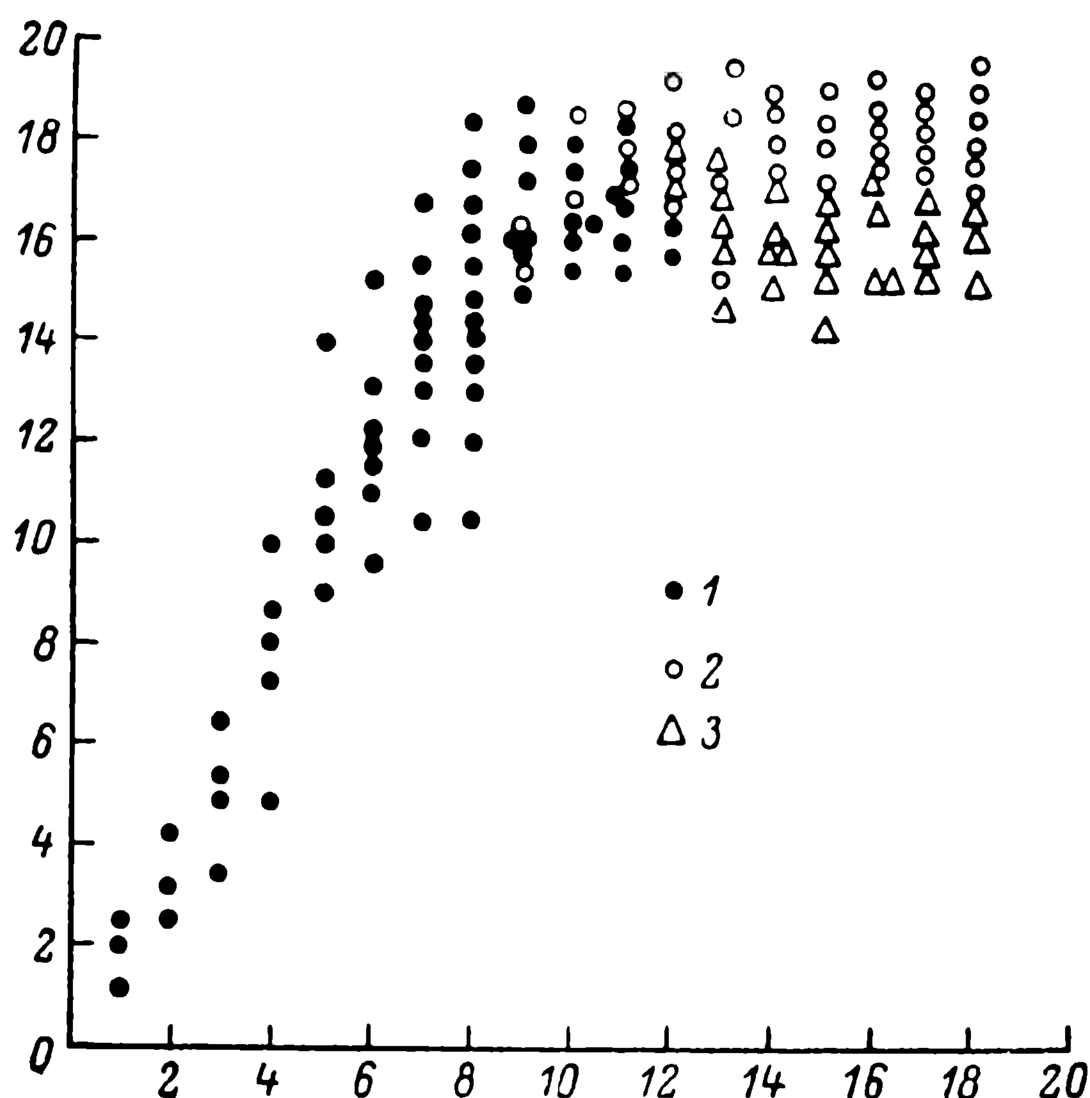


Рис. 94. Большая энергия (ккал/сут; *по оси ординат*) потребленной пищи у лабораторных птенцов разного возраста.

1 — птенец в выводке и гнезде, термонейтральность; 2 — птенец вне гнезда, T_A 20°; 3 — птенец вне гнезда, термонейтральность.

Gross energy intake in laboratory nestlings.

1 — nestling in brood and nest, thermoneutrality; 2 — single nestling, T_A=20°; 3 — single nestling, thermoneutrality.

анализа проб измеряли массу съеденного корма, которую пересчитывали в сухую массу, и полное содержание в нем энергии. Экскременты собирали, взвешивали и определяли содержание в них энергии.

По массе и калорийности съеденного за сутки корма вычисляли большую энергию птенца (*GEI*), а по массе и калорийности экскрементов — экскреторную энергию (*EE*). Коэффициент утилизации пищи (*MEC*) равен (*GEI*—*EE*) : *GEI*. Усвоенная (метаболизированная) энергия (*ME*) равна *GEI*—*EE*.

Изменение большой энергии с возрастом птенцов (37 птенцов, 9 выводков, 137 измерений) представлено на рис. 94. При кормлении вручную потребление пищи возрастало от 1.93±0.35 ккал/сут

в возрасте 1 сут до 16.8 ккал/сут в возрасте 10 сут. В дальнейшем потребление пищи зависело от поведения птенцов: если они оставались группой в гнезде, *GEI* понижалась по мере сокращения прироста биомассы до 15.8 ккал/сут. У покинувших гнезда птенцов, если их помещали в условия термонейтральности для одиночного птенца (26°), *GEI* стабилизировалась на том же уровне — 15.8 ккал/сут. Если же птенцов оставляли при температурах ниже термонейтральной, потребление пищи возрастало в связи с увеличением затрат на терморегуляцию. При температуре среды 20° *GEI* было равно 18.2 ккал/сут.

Данные о *GEI* птенцов в возрасте от 1 до 9 сут были использованы для вычисления зависимости *GEI* от массы птенца (*W*, г) методом наименьших квадратов экспоненциального уравнения:

$$GEI\ (\text{ккал/сут}) = 0.5845\ W^{1.20}.$$

Уравнение дает точное соответствие экспериментальным данным до возраста 8 сут, т. е. до достижения птенцом уровня потребления пищи, равного таковому взрослой птицы в термонейтральной зоне.

13.6. ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

С 22 июня по 13 июля в нескольких гнездах зябликов отбирали (используя метод «перевязок» — наложения лигатуры на шею птенцов) всю принесенную родителями за один прилет порцию пищи. Пробы фиксировали, определяли видовой состав пищи, высушивали, взвешивали и подвергали химическому анализу. По составу пищи вычисляли ее калорийность — 4. 71 ккал/г сухой массы (см. 1.2). Было собрано 27 порций пищи, принесенной птенцам в возрасте 1—7 сут. В более старшем возрасте метод перевязок был неприемлем. Сухая масса порции варьировала от 4 до 24 мг и увеличилась с возрастом птенцов (табл. 66). При среднем числе птенцов в выводке 3.4 увеличение массы порции (*W*, мг) с возрастом птенцов (*T*, сут) было близким к линейному:

$$W,\ \text{мг сухой массы} = -10 + 15\ T.$$

Начиная с возраста 7 сут масса порции, видимо, больше не возрастает, так как порцию сухой массы более 90 мг зяблику трудно удержать в клюве. Поэтому в табл. 66 мы принимаем, что после 7-х сут масса порции была постоянной.

В июне и первой половине июля на других гнездах с тем же средним составом выводка регистрировали число прилетов родителей с кормом в течение дня (табл. 66). Выяснилось, что число прилетов с кормом (*N*) с 1-х по 9-е сут возрастало почти линейно с возрастом птенцов *T*, сут:

$$N = 60 + 11\ T.$$

После 9-х сут число прилетов снижалось до 140 (на 12-е сут от момента вылупления). Умножив подневно число прилетов с кор-

Таблица 66

Потребление пищи выводками зябликов (по 3.4 птенца в выводке) в естественных условиях

Food intake of chaffinch broods (3.4 nestlings per brood) in field

Возраст, сут	Сухая масса одной порции, мг	Число прилетов с кормом за сутки	Потребление пищи, г/сут	*GEI*	
				выводка, ккал/выводок·сут	одного птенца ккал/птенца·сут
1	6	70	0.42	1.98	0.58
2	17	85	1.44	6.81	2.00
3	36	95	3.42	16.11	4.74
4	55	120	6.60	31.09	9.14
5	60	129	7.74	36.45	10.75
6	70	130	9.10	42.86	12.61
7	90	130	11.70	55.11	13.56
8	(90)	147	13.23	62.31	18.33
9	(90)	157	14.13	66.55	19.56
10	(90)	145	13.05	61.46	18.08
11	(90)	140	12.60	59.35	17.44
12	(90)	140	12.60	59.35	17.44

мом за сутки на среднюю массу порции, приносимой за один раз, и калорийность корма, получаем *GEI* выводка, а разделив эту величину на 3.4 (среднее число птенцов в выводке), получаем *GEI* одного птенца в выводке, выкармливаемом родителями в естественной обстановке (табл. 66).

В естественных условиях птенец за 12 сут жизни потребляет 144.25 ккал пищи и достигает массы 19.5 г; в лабораторных условиях он потребляет за этот же период 134.2 ккал и достигает массы 17 г. Подневное распределение потребления пищи в лаборатории и в поле несколько отличается. В 1-е сут родители приносят птенцу с пищей только 0.58 ккал, а при кормлении вручную он способен потребить 1.93 ккал. В природе и в следующие 2 сут птенец потребляет меньше, чем способен, так как самка вынуждена значительную часть дня сидеть на гнезде. В возрасте 4—7 сут птенцы потребляют одинаковое количество энергии в природе и в лаборатории. После 8-х сут птенцы в природе потребляют больше, чем в лаборатории.

13.7. КОЭФФИЦИЕНТ УТИЛИЗАЦИИ ПИЩИ

Коэффициент утилизации лабораторной пищи (*MEC*) составлял у зябликов в среднем 0.774, он слабо возрастал в первые дни жизни птенцов. У птенцов 6 других видов воробьиных этот коэффициент равен в среднем 0.753 и тоже возрастал с ростом птенцов (Blem, 1973); у птенцов *Parus major* он был 0.75 (Mertens, 1977); у птенцов *Passer domesticus* на чрезмерно жирной диете он был ниже и возрастал заметнее — от 0.557 до 0.702 (Blem, 1975); у птенцов *Sturnus vulgaris* на естественной пище он падал

с возрастом от 0.80 до 0.40 (Westerterp, 1973). Возможно, что у многих птенцов воробьиных в естественных условиях *MEC* варьируют около 0.75.

13.8. МЕТАБОЛИЗИРОВАННАЯ ЭНЕРГИЯ

Поскольку коэффициент утилизации пищи почти не изменялся с возрастом, метаболизированная энергия (*ME*) изменялась так же, как *GEI*. *ME* составляла в 1-е сут 1.45 ккал и возрастала до 12. 25 ккал/сут на 8-е сут. В течение 9-х и 10-х сут она достигала максимума — 12. 8 ккал/сут. В последующие сутки у птенцов, находившихся в состоянии термонейтральности, *ME* понижалась до 12.0 ккал/сут, т. е. до уровня энергии существования взрослых зябликов в термонейтральной зоне.

Зависимость *ME* от массы тела птенца (*W*, г) за первые 8 сут жизни, найденную методом наименьших квадратов, можно представить в виде уравнения:

$$ME\text{, ккал/сут} = 0.4425\ W^{1.20}.$$

13.9. ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕНА СИНТЕЗА БИОМАССЫ

Энергетическая цена синтеза птенцом 1 г своей биомассы может быть вычислена по изменению наклона регрессии «метаболизированная энергия—суточный прирост массы». Для такого анализа были взяты данные о *ME* птенцов в возрасте 7—11 сут, в котором *ME* слабо зависит от возраста и состав тела изменяется плавно. Увеличение массы тела на 1 г сопровождалось увеличением *ME* на 2.09 ± 0.53 ккал. Калорийность тела птенца в эти дни равна 1.36 ± 0.25 ккал/г. Различие между этими величинами не достоверно, но подобные расхождения отмечались неоднократно. Т. В. Дольник (1972) на зябликах того же возраста обнаружила, что из 1.20 ккал продуктивной энергии в биомассе аккумулировалось только 0.53 ккал. При измерениях энергетической цены синтеза биомассы у 6 видов воробьиных, выполненных тем же способом, были получены величины от 1.41 до 3.57, в среднем 2.1 ккал/г (Blem, 1973). В то же время результаты всех известных анализов птенцов 9 видов (см. 13.7) свидетельствуют о том, что калорийность их биомассы была ниже — 1.24 ккал/г и ни в одном случае не превышала уровня 2.1 ккал/г.

Энергетическая цена синтезированной биомассы составляет, таким образом, 44—67% от полных затрат продуктивной энергии на синтез. Можно предположить, что синтез происходит с коэффициентом эффективности ниже 1, и поэтому часть продуктивной энергии рассеивается при синтезе биомассы (рис.87) (подобно тому, как при синтезе яиц продукция составляет 49—77% от затрат продуктивной энергии, а при синтезе жировых депо у взрослой птицы этот коэффициент равен 64%, — см. 3.6).

13.10. ЭНЕРГИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Вычитая из *ME* продуктивную энергию роста, мы получаем расход энергии на поддержание индивидуальной жизни птенца, т. е. его энергию существования (*EMR*). Она составляет в 1-е сут жизни 0.75 ккал/г, к 8-м сут достигает 10.4 ккал/сут, а затем, продолжая возрастать, но уже более медленно, доходит до уровня 12 ккал/сут, т. е. до уровня *EMR* взрослого зяблика в термонейтральной зоне. У птенцов вне гнезда *EMR* выше вследствие затрат энергии на терморегуляцию.

Зависимость *EMR* птенца зяблика от массы его тела (*W*, г) в первые 8 сут жизни описывается уравнением:

$$EMR,\ \text{ккал/сут} = 0.2086\ W^{1.40}.$$

13.11. ЭНЕРГИЯ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ И АКТИВНОСТИ

Расход энергии на терморегуляцию и активности (переваривание пищи, локомоции) равен разности между *EMR* и *BMR*. Эта величина (табл. 67) быстро возрастает от 0.21 ккал в 1-е сут до 5.02 ккал/сут на 9-е сут, после чего быстро снижается до постоянного уровня 3.8 ккал/сут. Затраты на активность должны плавно расти с ростом птенцов. Если экстраполировать

Таблица 67

Энергетика птенца (ккал/сут) в среднем для Куршской косы выводке (3.4 птенца)

Energetics of a nestling chaffinch (kcal/day) in a mean for Kurische Nehrung population brood 3.4 nestlings

Возраст, сут	Масса тела, г	*ME*	*PE*	*EMR*	*BMR*	*EMR—BMR*	Энергия активности	Энергия терморегуляции
0	(1.95)	(0.986)			0.43			
1	2.7	1.45	0.60	0.85	0.64	0.21	0.21	0
2	4.2	2.47	1.12	1.35	1.12	0.23	0.23	0
3	6.0	3.79	1.40	2.39	1.75	0.64	0.64	0
4	8.2	5.53	1.76	3.77	2.58	1.19	1.19	0
5	10.6	7.52	2.26	5.26	3.56	1.70	1.70	0
6	12.6	9.25	2.16	7.09	4.42	2.67	(2.0)	(0.67)
7	14.5	10.95	2.26	8.69	5.27	3.42	(2.5)	(0.92)
8	15.9	12.24	1.78	10.46	5.91	4.55	(2.7)	(1.85)
9	16.9	12.75	1.36	11.39	6.37	5.02	(3.0)	(2.02)
10	17.9	12.80	1.46	11.34	6.85	4.49	(3.3)	(1.19)
11	18.9	12.70	1.53	11.17	7.34	3.83	(3.6)	(0.23)
12	19.5	12.40	0.97	11.43	7.55	3.88	(3.8)	0
13	19.8	12.0	0.51	11.49	7.80	3.69	(3.8)	0
Всего		115.85	19.17	96.68	61.69	34.99	28.11	6.88

такое возрастание на промежуток между 1—5-ми и 11—13-ми сут, т. е. между теми днями, когда птенцы несомненно находились при нейтральной для выводка температуре среды, то мы можем приблизительно оценить расход энергии на активность в остальные дни, а также затраты энергии на терморегуляцию.

13.12. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС

Получив все необходимые данные, мы можем построить полный энергетический баланс птенца зяблика в выводке средних для

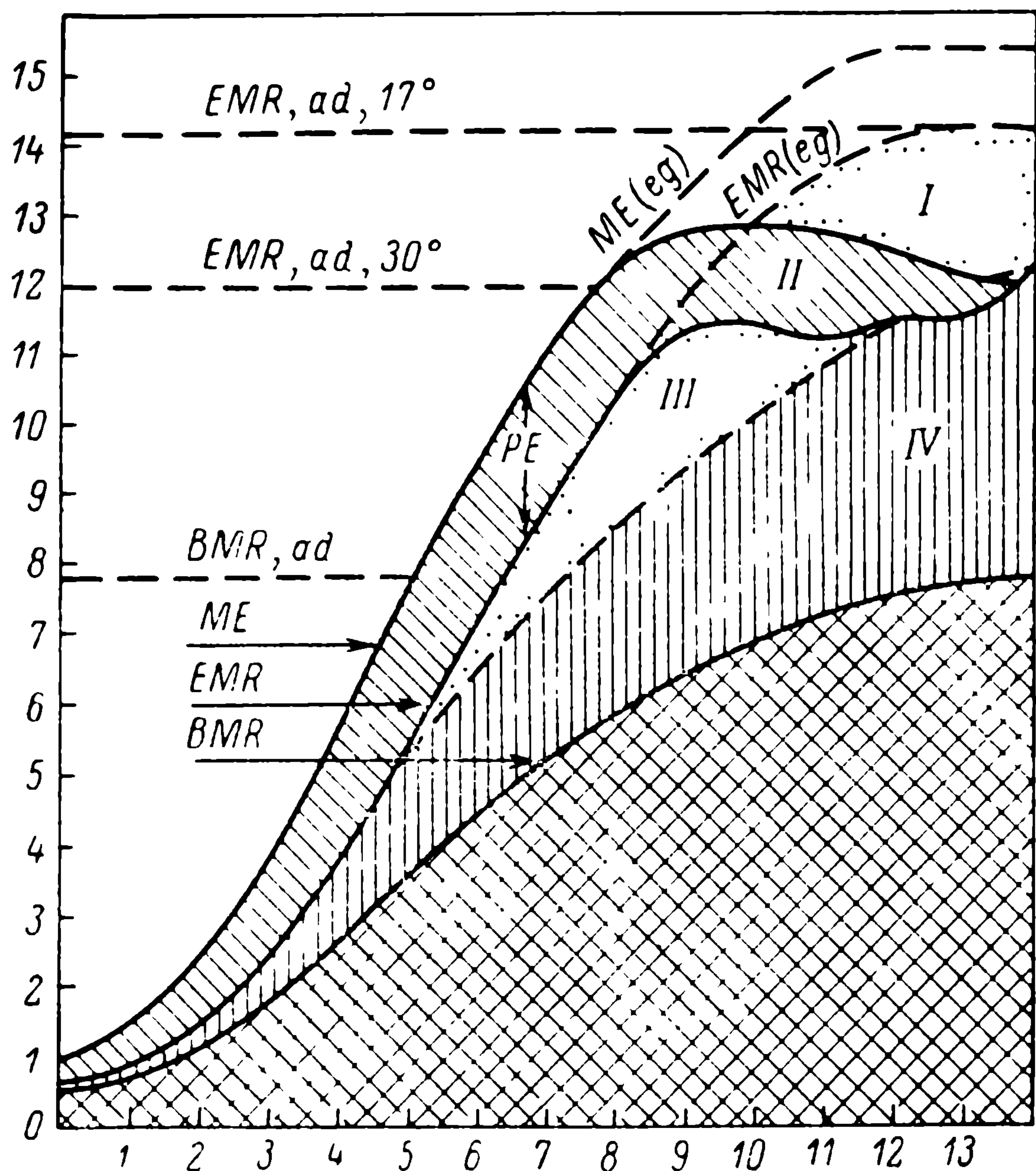


Рис. 95. Распределение потоков энергии (*по оси ординат*) в течение роста птенца в выводке в гнезде.

Горизонтальные прерывистые линии BMR и *EMR* при разных температурах среды у взрослых зябликов. *Прерывистые кривые* продолжают уравнения зависимости *ME* и *EMR* для птенцов в зависимости от массы тела (объяснения в тексте). *I* — терморегуляция вне гнезда; *II* — продуктивная энергия; *III* — терморегуляция в гнезде; *IV* — энергия активностей.

Distribution of energy flow (*ordinate*; kcal/day) through a nestling in brood during the growth period.

Horizontal dashed lines are *BMR* and *EMR* in adult chaffinch at various ambient temperatures. *Dashed curves* show the exstrapolation of *ME* and *EMR* in nestlings in relation to body mass. *I—IV* are energy cost at thermoregulation of side of the nest (*I*), productive energy (*II*), the energy cost of thermoregulation in the nest (*III*) and energy of activity (*IV*).

Куршской косы размеров, растущего со средней для птенцов этой популяции скоростью (табл. 67).

На рис. 95 в форме диаграммы показано изменение потока энергии через птенца зяблика в период его жизни в гнезде.

13.13. ЭФФЕКТ ГРУППЫ

Все приведенные уравнения рассчитаны для одного птенца, находящегося в выводке, который в среднем состоит из 3.4 птенца. Как показали Рояма и Мертенс (Royama, 1966; Mertens, 1977), энергетика птенца в выводке отличается от энергетики одиночного птенца, так как в выводке птенцы могут образовать единое физическое тело. Мы проводили измерения *ME* и *BMR* в группах из 2—6 птенцов при разных температурах среды. Было обнаружено, что *BMR* при пересчете на одного птенца не зависит от их числа в группе, а *ME* — зависит. При температуре среды около 20° *ME* снижалась с увеличением группы, так как изменился расход энергии на терморегуляцию. Эта зависимость при 16° и возрасте птенцов 9—13 сут описывается уравнением:

$$ME,\ \text{ккал/сут} = 20\ N^{-0.33},$$

где *N* — число птенцов в выводке. Наклон уравнения показывает, что теплоотдача в выводке зябликов происходит не с поверхности каждого птенца, а с внешней поверхности выводка как единого тела. Практически *ME* одиночного птенца на 35% выше приведенных в табл. 67 значений; в выводке из двух птенцов *ME* выше на 20% и в выводке из трех птенцов — на 7%.

13.14. ТЕПЛОВОЙ БАЛАНС ВЫВОДКА

Теплопродукция выводка днем равна его *EMR*, а ночью — его *BMR*. Это тепло рассеивается двумя путями: с верхней, открытой части гнезда и через его стенки и дно. Верхняя, открытая поверхность выводка изменяется с ростом птенцов по своей форме от поверхности круга (сечения той полусферы, которую образуют лежащие в гнезде птенцы) до половины поверхности сферы (которую образуют крупные птенцы в гнезде). Нижняя поверхность выводка, защищенная гнездом, равна поверхности полусферы в первые дни и 1/2 поверхности сферы в последние дни. Помимо изменения геометрической формы поверхности выводка, по мере роста птенцов происходит изменение радиуса полусферы и сферы, а с ним и поверхности выводка. Радиус выводка (см) легко вычисляется из элементарных математических формул. Он равен $0.782W^{0.33}$, а 1/2 его поверхности (см²) — $3.84W^{0.67}$.

У птенцов зяблика перья верхней поверхности тела образуют теплозащитный слой через 8 сут после вылупления. Поэтому теплопроводность птенцов в возрасте 0—7 сут может быть получена из уравнения зависимости теплоотдачи птиц без перьев от их массы (Herried, Kessel, 1967). С учетом того, что теплоотдача вверх происходит с половины поверхности выводка, эта величина ($H_в$) равна:

$$H_в,\ \text{ккал/сут} \cdot {}^\circ\text{C} = 0.087\ (WN)^{0.56},$$

где *W* — масса птенца, г; *N* — число птенцов в выводке.

После того как птенцы оперятся, их теплоотдача рассчитывается по уравнению зависимости теплоотдачи зяблика от температуры среды. На рис. 96 линия *2a* построена согласно первому уравнению, а *2b* — второму и сделан переход от одной линии к другой.

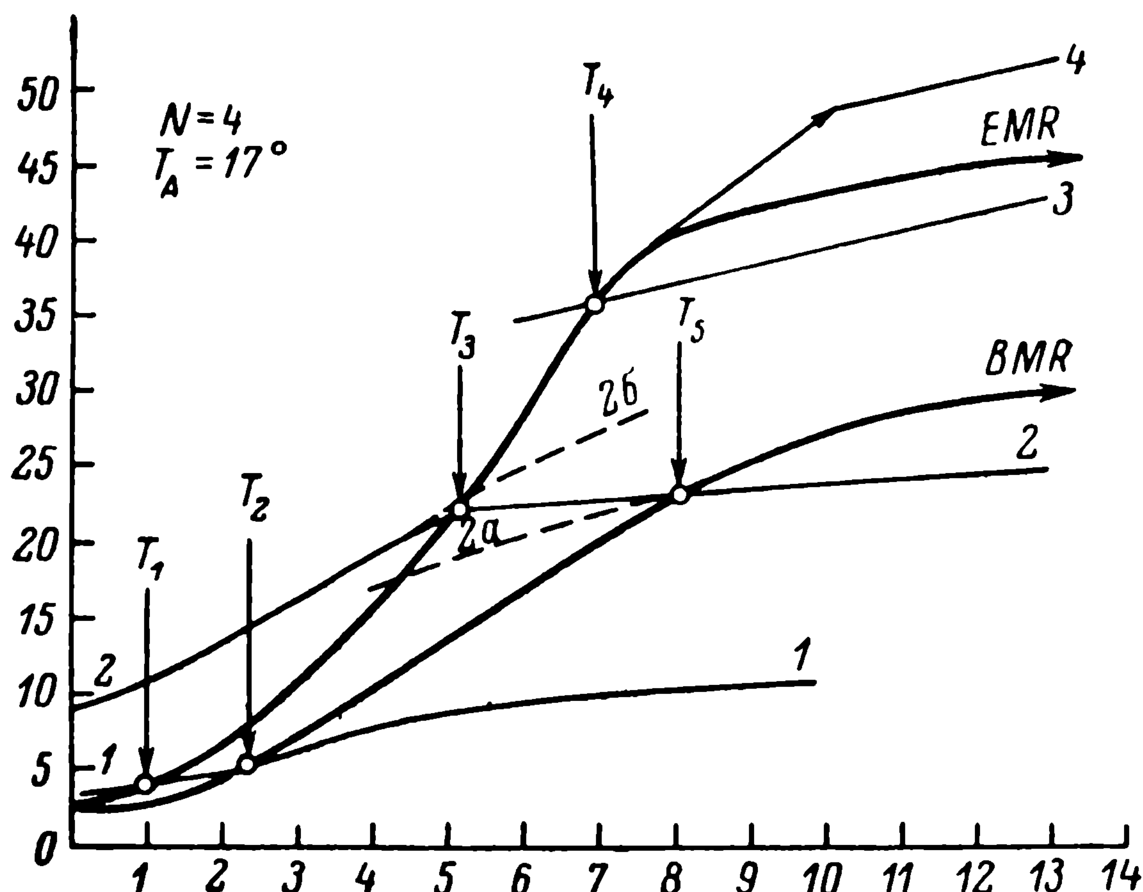


Рис. 96. Энергетическая модель теплоотдачи и теплопродукции выводка, состоящего из 4 птенцов.

Уровни теплоотдачи: *1* — через дно и стенки гнезда, *2* — полная теплоотдача выводка в гнезде (*2a* — оперенные птенцы, *2б* — голые, *3* — теплоотдача при рассредоточении птенцов в гнезде, *4* — теплоотдача вне гнезда. *EMR* и *BMR* — теплопродукции выводка в среднем за сутки и ночью; T_1—T_5 — критические возраста. *По оси ординат* — поток энергии через выводок из 4 птенцов.

Energy model of heat loss and heat production of a 4-nestlings brood.

1 — heat loss through nest; *2* — total heat loss of brood in nest; *3* — heat loss of brood without huddling; *4* — heat loss of 4 single nestlings without nest. *BMR* and *EMR* levels represent by two curve. T_1—T_5 — critical ages for heat balance of brood. *Ordinate* — energy flow through 4 nestlings brood (kcal/day).

Теплоотдача с нижней поверхности выводка ($H_н$) зависит от площади этой поверхности и теплопроводности гнезда, которая известна (см. 3.3). В выводке зяблика она равна:

$$H_н, \text{ккал/сут} = 0.034 \, (WN)^{0.67}.$$

Полная теплоотдача выводка равна сумме $H_в$ и $H_м$. Самка, покрывая птенцов в гнезде своим телом, прекращает теплоотдачу $H_в$, которая больше, чем $H_н$ (рис. 96).

Приняв за основу выводок из 4 птенцов и температуру среды 17°, мы можем построить наглядную картину этапов, через которые проходит выводок зяблика в естественных условиях. Линия *1* на рис. 96 — это $H_н$, линия *2* — $H_в+H_н$, линия *3* — теплоотдача птенцов в выводке, с учетом эффекта группы, а линия *4* — теплоотдача одиночного птенца. Эти 4 критических уровня теплоотдачи пересекают 2 линии теплопродукции выводка — его *BMR* (т. е. минимальная ночная теплопродукция) и *EMR* (т. е. обыч-

ная дневная теплопродукция). Пересечения образуют 5 критических точек возраста (T_1—T_5).

В день вылупления теплопродукция выводка недостаточна, чтобы обеспечить теплоотдачу через стенки и дно гнезда. Через сутки (T_1) теплопродукция *EMR* уравновешивает теплоотдачу $H_н$, а между 2-ми и 3-ми сут (T_2) ее уравновешивает и теплопродукция *BMR*. С этого времени насиживающая самка не тратит тепла на обеспечение потока $H_н$ (для этого ей достаточно закрыть гнездо сверху своим телом). Однако поток тепла вверх ($H_в$) птенцы не могут обеспечивать вплоть до 5-х сут. В этот день их теплопродукция на уровне *EMR* уравнивается с полным потоком тепла H_1+H_2 (критический возраст T_3). Все эти дни самке выгодно как можно реже слетать с гнезда, так как при каждом слете выводок остывает и его нужно снова разогревать, затрачивая энергию. Выгодно даже несколько недокармливать птенцов в первые дни, что и наблюдается в природе. После возраста T_3 дневной обогрев нужен только для того, чтобы помогать птенцам удерживать тепловой баланс или при температурах среды ниже 17°

На 8-е сут (T_5) уже ночной *BMR* выводка уравнивает его полную теплоотдачу и птенцов можно не обогревать ночью. По наблюдениям, самки зябликов не садятся на гнездо начиная с 9-й ночи. Ночной обогрев можно прекратить и раньше, так как выводок начиная с 6-х сут способен развивать достаточную теплопродукцию для терморегуляции. Но в таком случае днем эти дополнительные затраты энергии нужно компенсировать дополнительным кормлением. Критические возрасты T_1, T_2, T_3 и T_5 изменяются с изменением температуры среды (сокращаются при ее повышении) и изменением числа птенцов в гнезде. В диапазоне размера выводка от 2 до 6 птенцов они сдвигаются на одни сутки на каждого дополнительного птенца в выводке. Так, T_3 при 2 птенцах в выводке равно 8 сут, а при 6 птенцах 4 сут.

Начиная с возраста 5 сут (T_3) у выводка днем может наступать тепловой стресс, от которого он уклоняется, рассредоточиваясь в пределах гнезда, т. е. увеличивая поверхность теплоотдачи на 30%, или, иными словами, переходя от теплоотдачи на уровне 2 к теплоотдаче на уровне 3 (рис. 96). После 7-х сут (T_4) и этой теплоотдачи оказывается мало, и часть птенцов могут переходить на уровень теплоотдачи со всей поверхности тела (уровень 4). В возрасте 8 сут птенец способен уже самостоятельно сохранять температуру тела. Известен случай (см. 10.2.7), когда птенцы зяблика выжили, вылетев из гнезда в возрасте 8 сут. Начиная с этого возраста главная проблема для выводка — избегать теплового стресса. Птенцы борются с ним, растаптывая гнездо, рассредоточиваясь и применяя испарительное охлаждение. Последний путь птенцы зяблика используют в меньшей степени, чем взрослые птицы, так как родители не поят птенцов и запасы воды у них лимитированы. Чем выше температура среды и чем больше птенцов в выводке, тем раньше наступает тепловой стресс и тем он сильнее.

Таким образом, между 5-ми и 7-ми сут выводок находится в оптимальных тепловых условиях. Именно в эти дни он быстрее всего растет (табл. 63). В эти же дни угроза холодового стресса сокращается, если в выводке меньше птенцов. Отсюда следует, что выводку выгодно потерять одного птенца в возрасте после 5 сут. В выводке у зябликов в среднем погибает один птенец (см. 9.6).

13.15. ВЫВОДЫ

1. В природе птенцы зяблика в среднем достигают массы тела равной массе взрослой птицы (19.8 г) в возрасте (T, сут) 13 сут, к моменту вылета из гнезда. В зависимости от колебаний условий темп роста может варьировать, и зяблик способен расти в течение 19 сут. В естественных выводках, в противоположность лабораторным, вариация индивидуальных масс уменьшается ко времени вылета из гнезда.

2. Калорийность птенцов (ккал/г массы) $=0.53+0.09\ T$ Она увеличивается вследствие снижения содержания воды в теле и увеличения содержания жира.

3. Увеличение содержания энергии в теле (продукция) варьирует от 0.60 ккал/сут ($T=1$ и $T=13$) до 2.26 ккал/сут (T от 5 до 7), в среднем 1.48 ккал/сут.

4. 65% продуктивной энергии аккумулируется в биомассе, а 35% расходуется на синтез биомассы.

5. Калорийность естественной пищи птенцов зябликов на Куршской косе 4.71 ккал/сухой массы.

6. Коэффициент усвоения пищи птенцами 0.774.

7. При выводке, в среднем равном 3.4 птенца, порция пищи, приносимая родителями за один прилет к гнезду (мг сухой массы), равна—$10+15\ T$ с верхним пределом 90 мг. Число прилетов к гнезду с кормом за сутки равно: $60+11\ T$ с верхним пределом, достигаемым на 9-е сут. На 1 г прироста биомассы птенцов требуется 7.82 ккал пищи.

8. Поток энергии через одного птенца в выводке из 3.4 птенца на Куршской косе при температуре среды 17° за 13 сут жизни имеет параметры: большая энергия пищи (GEI)—149.68 ккал, метаболизированная энергия пищи (ME)—115.85 ккал, энергия продукции (PE)—19.17 ккал, энергия существования (EMR)—96.68 ккал. Из нее расходуется: на базальный метаболизм (BMR)—61.69 ккал, на различные типы активности—28.11 ккал, на терморегуляцию—6.88 ккал. Энергия терморегуляции зависит от числа птенцов в выводке, возрастая с уменьшением числа птенцов. В период максимального потребления пищи влияние числа птенцов (N) на ME описывается уравнением:

$$ME,\ \text{ккал/сут} = 20\ N^{-0.33}.$$

9. Зависимости основных показателей энергетики птенца (ккал/сут) от массы его тела (W, г) имеют вид:

$GEI = 0.5845\ W^{1.20}$, справедливо в интервале T от 1 до 8;
$ME = 0.4425\ W^{1.20}$, справедливо в интервале T от 1 до 8;
$EMR = 0.2086\ W^{1.40}$, справедливо в интервале T от 1 до 8;
$BMR = 0.1865\ W^{1.25}$, справедливо в интервале T от 1 до 13.

10. Выводок из 4 птенцов уравновешивает потери тепла через дно и стенки гнезда своим *EMR* через 1 сут после вылупления, а своим *BMR*—на 3-ю ночь после вылупления. В возрасте 5 сут *EMR* уравновешивает полные теплопотери через дно, стенки гнезда и открытый верх, а в возрасте 8 сут их уравновешивает *BMR*. Изменение числа птенцов в выводке на 1 сдвигает эти сроки на 1 сут. Начиная с возраста 7 сут выводок может подвергаться перегреву.

Глава 14

ПОТОК ЭНЕРГИИ ЧЕРЕЗ ПОПУЛЯЦИЮ ЗЯБЛИКОВ КУРШСКОЙ КОСЫ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ МОДЕЛИРОВАНИЯ ЕГО

THE ENERGY FLOW THROUGH THE KURISCHE NEHRUNG CHAFFINCH POPULATION AND EFFECTIVITY OF ITS MODELING

ABSTRACT

1. Changes of density are calculated separately for breed, non-breed, non-moulted adults, moulted adults, non-moulted juveniles, moulted juveniles and transit chaffinches. Maximum density was in late July (900 local native birds per 1 km^2 plus 530 transit juveniles). Maximum population density corresponds to the maximum ambient temperature and maximum of animal food.

2. Biomass densities (g/km^2) are 9570 (breed birds), 19 170 (breed birds plus their youngs) and 30 359 (all chaffinches, including immigrants).

3. 66 adult chaffinches, 384 eggs, 152 nestlings and 100 juveniles died per 1 km^2 from April to September. Energy content of died biomass is 10 114 kcal per 1 km^2. Maximum energy of died biomass was through June and early July, 109 kcal/km^2·day.

4. The energy flow through population is greatest in the second half of July, 22 650 kcal/km^2·day. During 180 days from April to September consumption is 559 700 g/km^2 (90 per cent are insects, dry mass) or 2 798 000 kcal/km^2. Excretion is 22 400 g dry mass of excrets per 1 km^2 (=783 600 kcal). Respiration is 1 987 600 kcal/km^2. Production is 26 100 kcal and 38.75 per cent of the production dies in breeding area.

5. Energy flow through population is calculated on the base of Utter's (1971), Dolnik's (Дольник, 1971), King's (1974) and Kendeigh et al.'s (1977) models and compared to more detailed our measurements. All models give too high level of energy flow at the peak of reproduction, because of presumption of too high energy cost of breeding activities. Model by Kendeigh et al. gives the rate of energy flow similar to our data, with ±4 per cent differences only.

В предыдущих главах монографии представлено достаточно данных для расчета потока энергии через популяцию зябликов

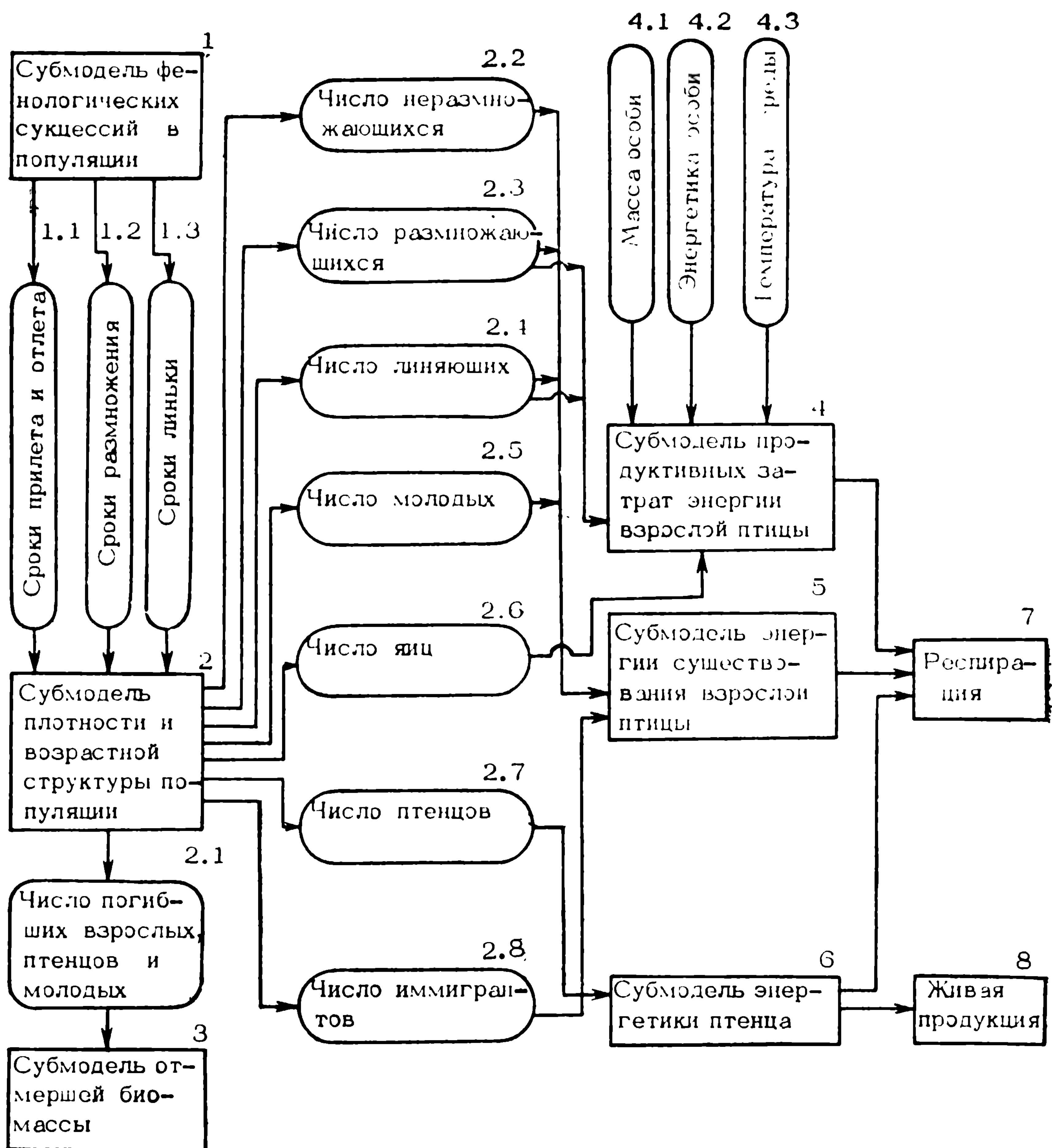


Рис. 97. Принципиальная схема расчета потока энергии через популяцию птиц.

Generalized diagram of the population energy flow model structure.

1 — submodel of the phenological successions in population; *1.1* — arriving and depart times; *1.2* — time of reproduction; *1.3* — time of moult; *2* — submodel of density and age structure of population; *2.1* — number of dead eggs, nestlings, juveniles and adults; *2.2* — number of non-breeding birds; *2.3* — number of breeding birds; *2.4* — number of moulting birds; *2.5* — number of juveniles; *2.6* — number of eggs; *2.7* — number of nestlings; *2.8* — number of immigrants; *3* — submodel of dead biomass; *4* — submodel of the productive energy of adult birds; *4.1* — body mass of bird; *4.2* — energetics of bird; *4.3* — ambient temperature; *5* — submodel of the existence energy of adult birds; *6* — submodel of bioenergetics of nestling; *7* — respiration; *8* — live production.

на Куршской косе, который основан на прямых измерениях всех необходимых параметров, полученных при изучении отдельных членов этой популяции. Рассчитанный таким образом поток энергии можно признать наиболее приближающимся к реальным значениям. Очевидно, что такие расчеты, базирующиеся на прямых измерениях, возможны в редких случаях и более обычный путь определения потока энергии в популяции — моделирование на основе экстраполяций и допущений.

В разное время было предложено несколько моделей расчета потока энергии в популяции птиц. Мы имеем возможность применить эти модели к нашей популяции и сравнить получаемые с их помощью результаты с прямыми расчетами потока энергии в изученной нами популяции.

Все модели расчета потока энергии в популяции фактически состоят из трех существенно разных субмоделей: субмодели фенологических сукцессий в популяции, субмодели плотности и структуры популяции и субмодели энергетики особи (рис. 97). В данной главе мы подробно останавливаемся только на возможности приложения третьих субмоделей.

14.1 ЧИСЛЕННОСТЬ, СТРУКТУРА И ЭНЕРГЕТИКА ПОПУЛЯЦИИ

14.1.1. МОДЕЛЬ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ СУКЦЕССИЙ В ПОПУЛЯЦИИ

Для использования модели необходимо знать следующие процентные изменения структуры обитающих в месте исследования птиц: 1) процент живых членов данной популяции, присутствующих в месте исследования; 2) процент взрослых птиц, занимающих гнездовые участки и размножающихся; 3)процент неразмножающихся птиц; 4) процент взрослых птиц, закончивших размножение и еще не начавших линять; 5) процент линяющих взрослых птиц. Далее, нужен процент взрослых птиц, откладывающих яйца, процент птиц, выкармливающих птенцов, средний размер кладки и выводка. Для молодых птиц необходимо установить куммулятивную кривую вылета слетков, процент линяющих молодых, процент не покинувших место исследования молодых и процент появляющихся на нем транзитных особей.

Все эти данные приведены в предыдущих главах. В удобной для нас форме они сведены в табл. 68 и 69 и представляют собой субмодель сукцессий в популяции.

14.1.2. МОДЕЛЬ ПЛОТНОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

Опорная величина в этой модели—плотность популяции в определенную календарную дату после завершения прилета. В нашем случае плотность популяции зябликов в первой декаде июня опре-

Таблица 68

Сезонные сукцессии взрослых птиц в популяции зябликов
Seasonal succession in adults from chaffinch population

Сукцессии состояний	Март			Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Прилет и отлет, %	0	0	1	20	40	90	100	100	100	100	100	100	100	100	100	86	78	58	30	6	0
Размножающиеся взрослые, %	0	0	0	1	20	40	90	95	95	95	95	90	40	20	5	0	0	0	0	0	0
Линяющие взрослые, %	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	60	80	95	100	100	100	100	0

Таблица 69

Сукцессии размножения (число особей/км²) в популяции зяблика
Breeding succession (number/km²) in chaffinch population

Показатель	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь	
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
Откладка яиц	0	219	211	205	198	147	58	0	0	0	0	0	0	0
Вылупление птенцов	0	0	138	133	129	125	93	36	0	0	0	0	0	0
Вылет птенцов	0	0	0	106	102	99	96	71	28	0	0	0	0	0
Плотность живых молодых	0	0	0	105	205	303	387	455	482	463	444	426	409	393
Плотность молодых минус эмиграция	0	0	0	105	205	303	387	455	482	379	311	170	82	20
Плотность линяющих молодых	0	0	0	0	0	0	0	46	241	303	311	170	82	20
Молодые иммигранты	0	0	0	0	0	0	5	530	375	684	558	306	72	18

делена у 436 размножающихся особей на 1 км² плюс 22 неразмножающиеся особи (гл. 9). Исходя из этой даты, численность когорты живых местных птиц рассчитана для предшествующих и последующих дат на основании результатов изучения ежемесячной смертности взрослых птиц (гл. 9, табл. 45). При расчете мы получаем данные о числе погибших взрослых птиц,

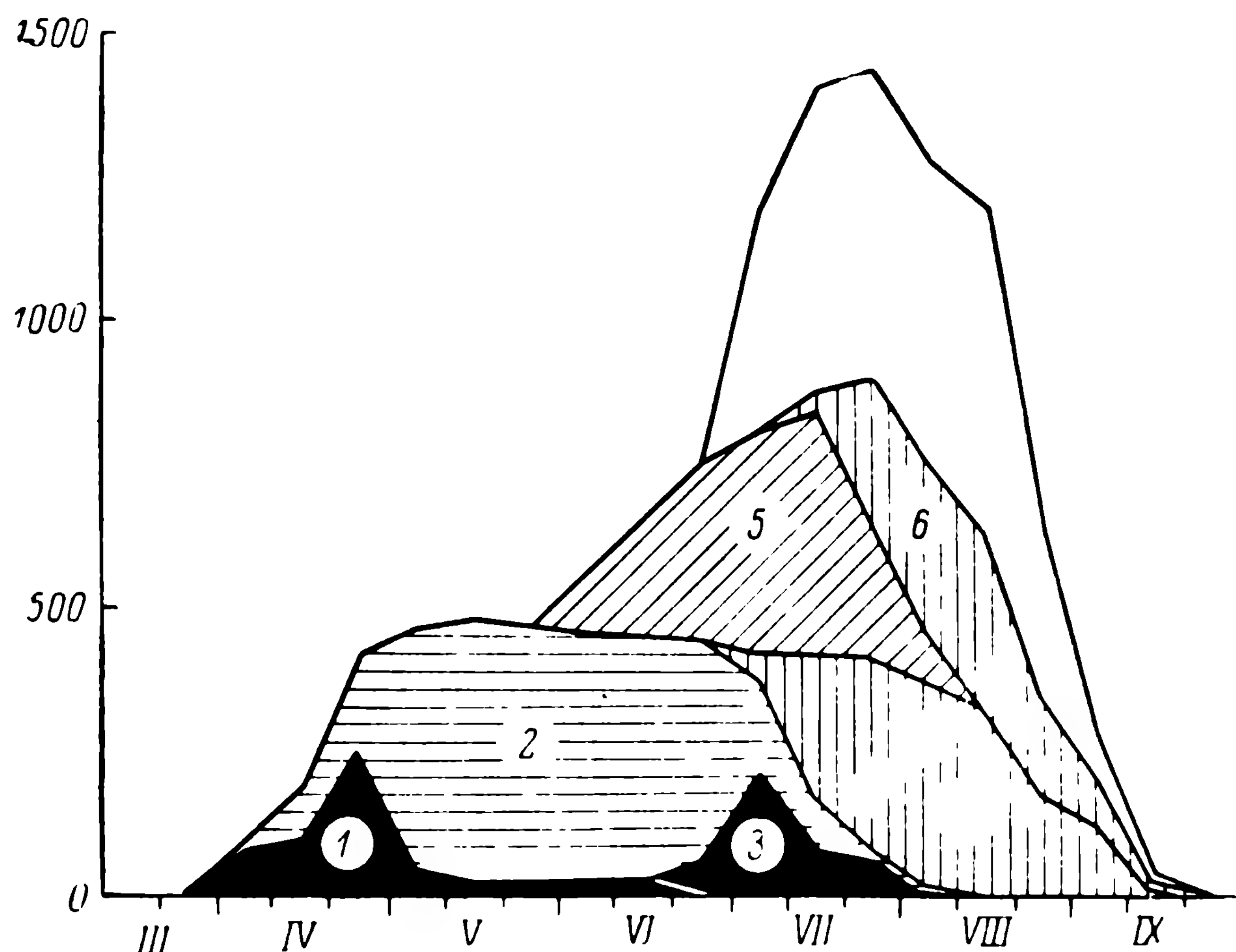


Рис. 98. Сезонное изменение плотности (число особей/км²; по оси ординат) и состава популяции зябликов на Куршской косе.

1 — взрослые неразмножающиеся птицы; *2* — взрослые размножающиеся; *3* — взрослые закончившие размножение, не линяющие; *4* — взрослые линяющие; *5* — молодые местные не линяющие; *6* — молодые местные линяющие; *7* — транзитные молодые иммигранты.

Seasonal changes of the density (birds/km²; *ordinate*) in chaffinch population at Kurische Nehrung.

Adult non-breeding (*1*), breeding (*2*), postbreeding non-moulted (*3*) and moulted (*4*) birds are shown as well as local native juveniles premoulted (*5*), moulted (*6*) and non-local young birds (*7*).

используемые в модели отмершей биомассы (см. далее). Умножая число живых местных птиц на процент тех из них, которые присутствуют на исследуемой территории (табл. 68), мы рассчитываем изменение плотности взрослых птиц на 1 км² в период от прилета до отлета популяции. Соответственно умножая плотность взрослых птиц на проценты участвующих в размножении, откладывающих яйца, выкармливающих птенцов и слетков, закончивших размножение, но еще не линяющих, и линяющих, мы получаем изменение во времени плотности каждой из этих демографических групп (рис. 98).

Численность молодых птиц местного происхождения рассчитывается как куммулятивная кривая путем умножения сначала 1/2 числа размножающихся особей на процент откладывающих яйца

Таблица 70

Сезонное распределение отмерщей биомассы (число особей/км²) и ее энергия

Seasonal variation of the died biomass (number/km²) and its energy content

Показатель	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Всего
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	
Число погибших:																			
взрослых	1	2	4	9	9	9	5	5	5	3	3	3	3	2	2	1	0	0	66
яиц . .	0	0	0	0	81	78	76	73	54	22	0	0	0	0	0	0	0	0	384
птенцов	0	0	0	0	0	32	31	30	29	22	8	0	0	0	0	0	0	0	152
молодых .	0	0	0	0	0	0	1	3	4	16	19	20	15	12	7	3	0	0	100
Полная энергия отмерщей биомассы, ккал/км²	40	81	162	365	535	1165	1015	1061	1037	1182	965	842	661	513	333	149	0	0	—

(что дает число откладываемых одновременно яиц), затем на средний размер кладки — 4.64 яйца (получаем число отложенных яиц) и на процент гибели яиц — 37% (получаем число погибших яиц), а число вылупившихся птенцов получается после умножения на 63%. Далее, умножив число вылупившихся птенцов на процент их смертности (60%), получаем число погибших птенцов, а умножив на 40%, — число вылетевших молодых. Все коэффициенты приведены в гл. 9. Число вылетевших молодых умножается далее на процент непокинувших территорию молодых (см. гл. 11). Умножив число вылетевших неэмигрировавших молодых на процент их смертности (0.4% в сутки, гл. 9, табл. 47), получаем число молодых, погибших на данной территории, а при умножении на (100—0.4)% — число присутствующих на ней молодых местного происхождения. Число линяющих молодых вычисляется умножением на процент линяющих (гл. 6).

Поскольку нам известно, как изменяется доля окольцованных местных молодых в общем числе отловленных в ловушку молодых птиц (гл. 11), мы вычисляем процент транзитных иммигрантов в общем числе молодых птиц и плотность транзитных молодых (табл. 69). В результате получено изменение плотности демографических групп в течение сезона пре-

бывания популяции в гнездовой области (рис. 98). Максимум плотности (1430 птиц/км^2) приходится на третью декаду июля, а период высокой плотности — с первой декады июля по первую декаду августа. Этот период совпадает с максимумом температуры среды (см. Введение) и высокой плотностью хирономид (гл. 1, рис. 8).

При массе тела зябликов в сезон размножения 21.3 г (гл. 4), биомасса размножающихся зябликов достигает 9570 г/км^2; их биомасса вместе с потомством 19 170 г/км^2, а в максимум численности плотность биомассы достигает 30 359 г/км^2.

14.1.3. РАСЧЕТ ОТМЕРШЕЙ БИОМАССЫ

Исходя из модели плотности и демографической структуры популяции, мы получаем данные о числе ежедневно погибших взрослых особей, яиц, птенцов и молодых (табл. 70). Умножая эти числа на средние массы взрослой птицы (21.3 г), яйца (2.1 г), птенца в возрасте от 0 до 13 сут (11.1 г) и молодой птицы (19.8 г), получаем изменение соответствующих биомасс, а после умножения на их калорийности (1.9, 1.0, 1.8, 1.8 ккал/г соответственно) и сложения полученных величин — энергию, заключенную в отмершей биомассе (табл. 70). Эта энергия потребляется хищниками и редуцентами. Она максимальна в течение июня и начала июля (109 ккал/км^2·сут).

14.1.4. РАСЧЕТ ЖИВОЙ ПРОДУКЦИИ

Модель плотности и структуры популяции дает нам также распределение во времени числа вылетевших молодых. Умножая эти данные на среднюю массу молодых и их калорийность, получаем последовательно биомассу и энергию живой продукции популяции. Максимум продукции приходится на первую декаду июня; он равен 160 г/км^2·сут (288 ккал/км^2·сут). Максимум живой биомассы популяции приходится на третью декаду июля (9544 г/км^2, 17 178 ккал/км^2).

14.1.5. РАСЧЕТ ПОТРЕБЛЕНИЯ ЭНЕРГИИ ПТЕНЦАМИ

В соответствии с моделью плотности и структуры популяции мы можем рассчитать число вылупившихся птенцов. Разделив эти данные на данные о смертности птенцов, мы получаем число вылетевших слетков и число погибших птенцов. Установлено (гл. 13), что птенец усваивает в течение первых 13 дней жизни, до вылета из гнезда, 115.6 ккал, т. е. в среднем 8.91 ккал/сут. Если принять, что гибель птенцов равномерна в течение их пребывания в гнезде, то в среднем птенцы погибают на 7-е сут жизни. Поэтому к числу выживших птенцов мы прибавляем 1/2 числа погибших и полученную сумму умножаем на 8.91 ккал/сут. Максимум энергии, усваиваемой птенцами, приходится на первую декаду июня (109 ккал/сут·км^2, рис. 99).

14.1.6. РАСЧЕТ ПОТРЕБЛЕНИЯ ЭНЕРГИИ ДЛЯ ПОДДЕРЖАНИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Энергия существования взрослого зяблика и молодой птицы в термонейтральной зоне при $T_A=30°$ составляет 10.23 ккал/сут (см. гл. 2 и 12). Умножая это число на численность взрослых и молодых птиц и суммировав результаты, мы получаем поток энергии через них при 30° (рис. 99).

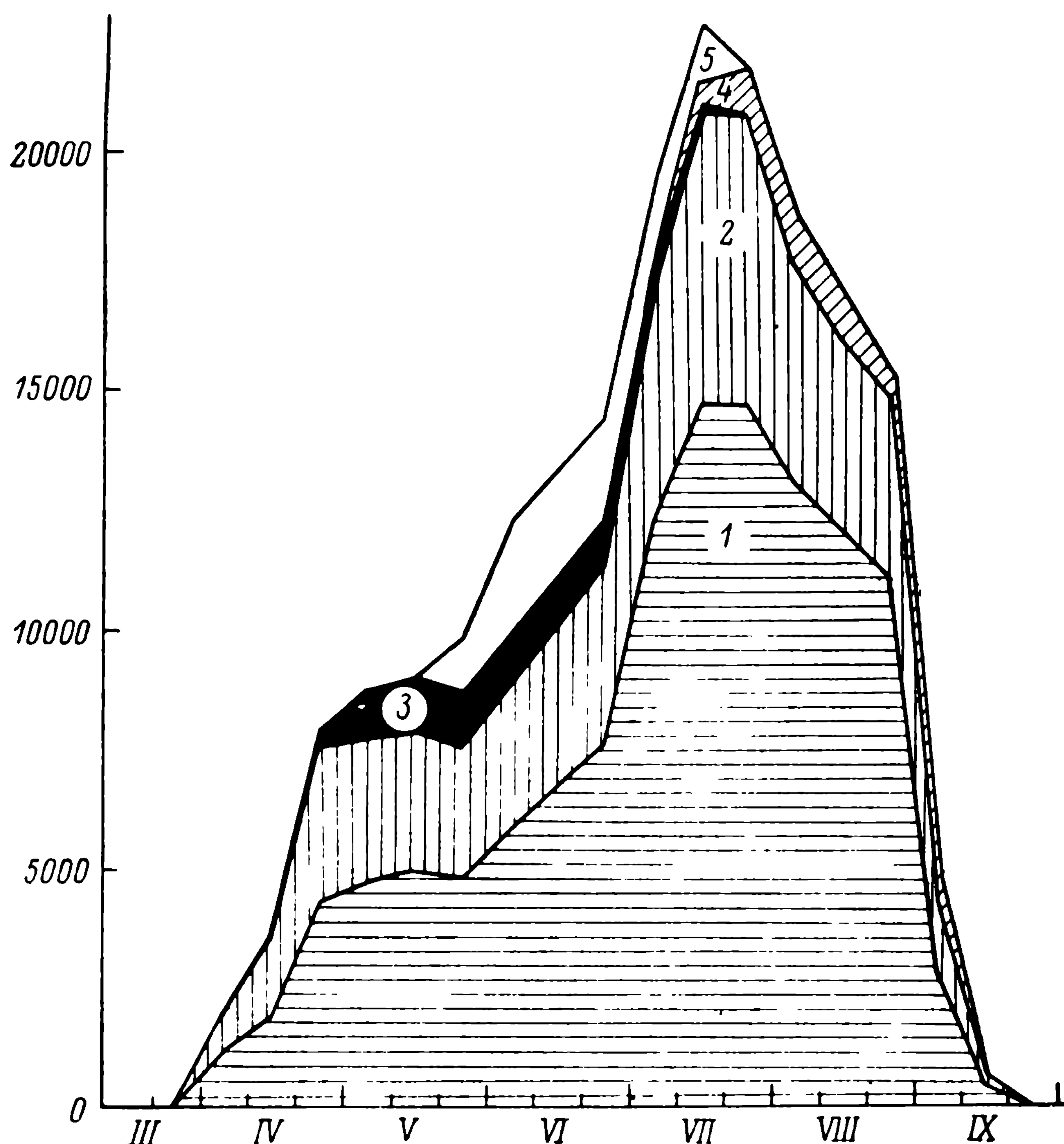


Рис. 99. Поток усвоенной энергии (ккал/км²·сут; *по оси ординат*) через популяцию зябликов на Куршской косе и его составляющие.

1 — энергия существования при $T_A=30°$ взрослых и молодых птиц; 2 — энергия терморегуляции взрослых и молодых птиц; 3 — энергия репродуктивных активностей; 4 — энергия линьки взрослых и молодых птиц; 5 — метаболизм птенцов.

Metabolized energy flow (kcal/km²·day; *ordinate*) through population of chaffinches at the Kurische Nehrung and its branches.

1 — existence metabolism of adults and youngs at $T_A=30°$; 2 — cost of thermoregulation; 3 — cost of reproductive activities; 4 — cost of moult; 5 — metabolized energy of nestlings.

14.1.7. РАСЧЕТ ЭНЕРГИИ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ

При $T_A=30°$ зяблик дополнительно тратит 0.333 ккал/сут·°С на терморегуляцию (гл. 2). Умножив численность взрослых и молодых птиц на эту величину и на разность между 30° и среднесуточной температурой среды, получаем поток энергии, расходуемой на терморегуляцию (рис. 99).

14.1.8. РАСЧЕТ ПОТОКА ПРОДУКТИВНОЙ ЭНЕРГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ЛИНЬКИ

Продуктивная энергия взрослой птицы в период гнездования равна 2.53 ккал/сут (гл. 12). Умножив эту величину на численность размножающихся особей, получаем поток продуктивной энергии размножения в популяции (рис.99).

В среднем продуктивная энергия линьки составляет 1.7 ккал/сут (гл. 3). Умножая ее на численность взрослых и молодых линяющих птиц, получаем поток продуктивной энергии линьки в популяции (рис. 99).

14.1.9. ПОТОК УСВОЕННОЙ ЭНЕРГИИ В ПОПУЛЯЦИИ

Сумма энергии существования, энергии терморегуляции, продуктивных энергий размножения и линек и усвоенной птенцами энергии образует поток усвоенной популяцией энергии (рис. 99). Максимум этого потока приходится на вторую половину июля и достигает 22 650 ккал/км^2·сут.

14.1.10. ПОТРЕБЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ И ПИЩИ

Летом коэффициент утилизации пищи (насекомых) зябликами составляет 0.72 (гл. 1). Разделив усвоенную популяцией энергию на этот коэффициент, получаем поток потребляемой зябликами из окружающей среды энергии, а умножив полученную величину на 2 (1—0.7), получаем выделение неусвоенной энергии в среду с экскрементами.

Калорийность летней диеты зябликов 5.0 ккал/г сухой массы, а колорийность экскретов 3.5 ккал/г сухой массы (гл. 1). Соответственно разделив на эти величины потоки потребляемой и экскреторной энергий, получаем биомассы потребляемой пищи и выделяемых популяцией экскретов.

14.1.11. ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЭКОСИСТЕМУ

За время пребывания на гнездовой территории (180 сут) популяция зябликов потребляет 559.7 кг сухой пищи/км^2 (насекомые — 90%) и выделяет в среду обитания 224 кг/км^2 экскретов. Из среды потребляется 2 798 000 ккал/км^2; 783 600 ккал/км^2 возвращается в нее в форме экскретов, 10 114 ккал/км^2 — в форме погибшей биомассы, 16 000 ккал/км^2 новой биомассы переносится в другие места с отлетом птиц и 1 987 600 ккал/км^2 расходуется на поддержание жизни и выделяется в форме тепла. Отношение потребленной популяцией из среды энергии к энергии биомассы зябликов (погибших за это время и потребленных другими организмами) равно 175 1.

В этих расчетах не учтено воздействие на среду пролетных зябликов в марте—мае и сентябре—октябре, так как трудно определить число останавливающихся на выбранной территории птиц, продолжительность их пребывания и потребление пищи.

14.2. СРАВНЕНИЕ РАССЧИТАННОГО НАМИ ПОТОКА ЭНЕРГИИ В ПОПУЛЯЦИИ С РЕЗУЛЬТАТАМИ, ПОЛУЧАЕМЫМИ ПРИ ПРИМЕНЕНИИ РАЗЛИЧНЫХ МОДЕЛЕЙ

14.2.1. МОДЕЛЬ КЕНДИ, ДОЛЬНИКА, ГАВРИЛОВА (KENDEIGH, DOLNIK, GAVRILOV, 1977)

Согласно этой модели, энергия существования воробьиной птицы в сезон размножения и линьки составляет (ккал/сут) 1.462 $W^{0.688}$ при 30° и 4.969 $W^{0.5105}$ при 0°, где W — масса птицы, г. Затраты продуктивной энергии на размножение и линьку равны (% от EMR) : 34—0.92 T_A. При T_A=16° продуктивная энергия составляет 19.3% EMR.

Используя данные о численности взрослых и молодых птиц в популяции (рис. 98) и данные о температуре среды, рассчитываем поток энергии через взрослых и молодых зябликов.

Энергетические потребности птенцов, исходя из этой модели, равны (ккал/сут) 1.353 $W^{0.814}$. Произведя расчет EMR птенца зяблика от 1-х сут жизни до 13-х сут, сложив эти данные и разделив на 13 (число дней роста), получаем среднюю энергетическую потребность — 9.5 ккал/сут. Умножив на последнюю величину плотность птенцов, получаем поток энергии через них. Полный поток энергии в популяции, полученный согласно этой модели, изображен на рис. 100.

14.2.2. МОДЕЛЬ КИНГА (KING, 1974)

DEB свободноживущих птиц, согласно этой модели, мало зависит от T_A и равен 3.5 BMR (для зяблика соответственно это 8 ккал/сут $\times$ 3.5=26 ккал/сут). Поток энергии в популяции зябликов, рассчитанный по этой модели (энергетические потребности птенцов взяты из наших измерений), изображен на рис.100.

14.2.3. МОДЕЛЬ УТТЕРА (UTTER, 1971)

Исходя из данной модели, DEB птиц в непродуктивный период равен 1.65 BMR, в предгнездовой период 2.1 BMR и 3.7 BMR при синтезе яиц и выкармливании птенцов (для зяблика соответственно 13.2, 16.8 и 29.6 ккал/сут). Поток энергии в популяции, рассчитанный по этой модели, приведен на рис. 100.

14.2.4. МОДЕЛЬ РИКЛЕФСА (RICKLEFS, 1974)

В модели принято, что у воробьиных птиц синтез яиц требует дополнительно 0.45 BMR, инкубация 0.37 BMR и выкармливание

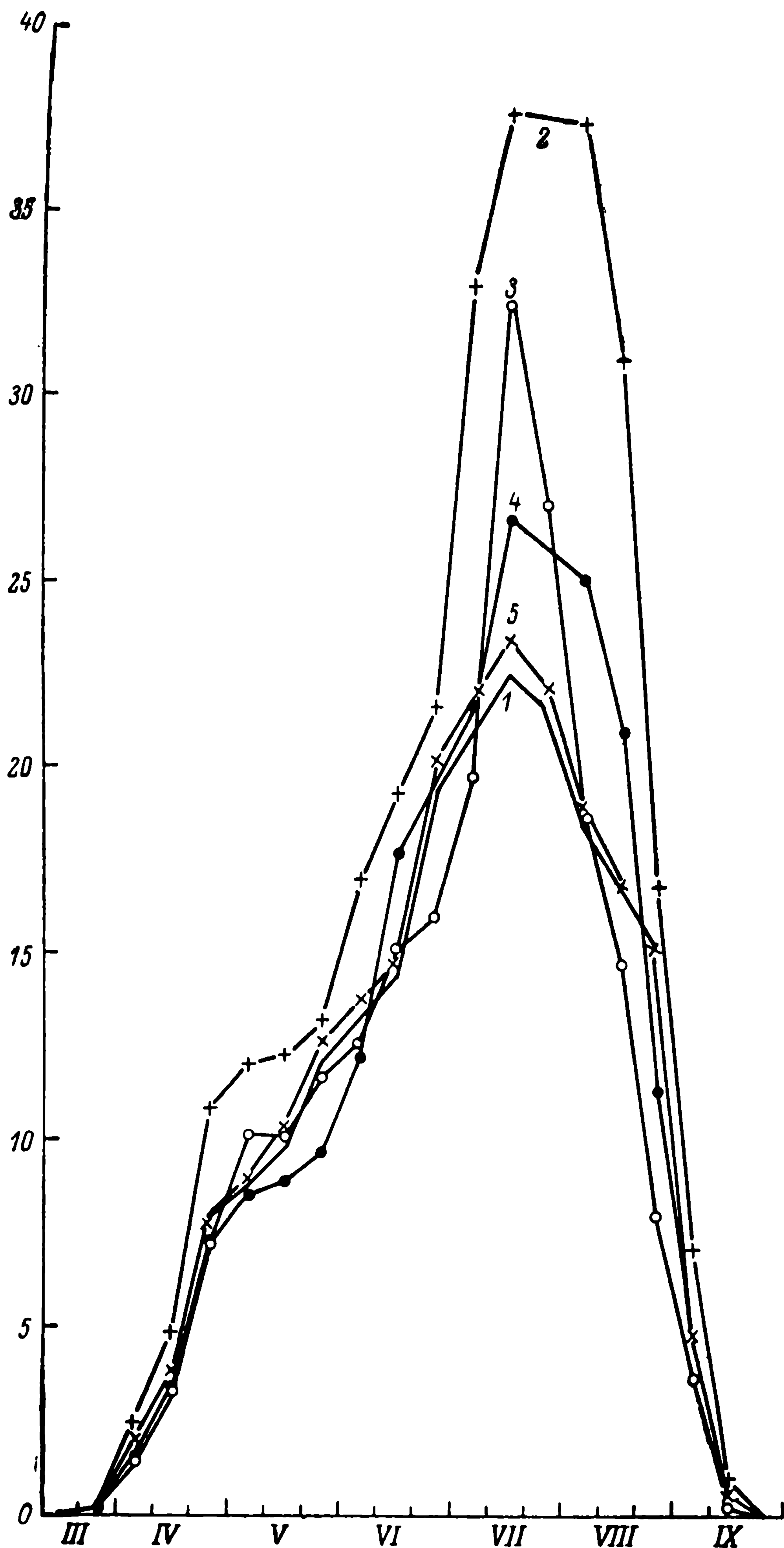


Рис. 100. Поток усвоенной энергии ((ккал/км²·сут)·1000; *по оси ординат*) через популяцию зябликов согласно измерениям (*1*) в сравнении с потоками энергии, рассчитанными исходя из моделей Кинга (King, 1974) (*2*), Уттера (Utter, 1971) (*3*), Дольника (1971а) (*4*) и Кенди с соавторами (Kendeigh et al., 1977) (*5*).

A comparisons of the metabolized energy flow ((kcal/km²·day)·1000; *ordinate*) through chaffinch population according measurements (*1*) and calculated according to King (1974) (*2*), Utter (1971) (*3*), Dolnik (Дольник, 1971a) (*4*) and Kendeigh et al. (1977) (*5*) models (*2—5* respectively).

1.25 *BMR*. В среднем за гнездовой период продуктивная энергия особи составляет 0.7 *BMR*. Для зяблика это 5.6 ккал/сут — в 2 раза выше полученной нами величины.

14.2.5. МОДЕЛЬ ДОЛЬНИКА (1971а)

Согласно этой модели, *DEB* взрослой птицы в сезон миграции, размножения и линьки равен *EMR* при 30° +0.25 *EMR* при 30°+ энергия терморегуляции. Для зяблика при средней T_A=15° *DEB* составляет 18.8 ккал/сут. *DEB* молодых птиц равен 16.2 ккал/сут.

Потребности птенца и слетка, исходя из этой модели, составляют 0.5 *EMR* достигшей самостоятельности птицы, т. е. в нашем случае 8.1 ккал/сут. Поток энергии в популяции, рассчитанный по этой модели, приведен на рис.100.

14.3. ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность популяции зябликов и динамика их численности были рассчитаны нами на основании длительных исследований с использованием всех возможностей, которые дает мечение, и поэтому можно надеяться, что эти расчеты наиболее приближают нас к истине. С другой стороны, энергетика зябликов на уровне особи также исследована очень подробно. Сочетание этих двух источников дало нам возможность рассчитать поток энергии через популяцию с наибольшим приближением к действительному. Все это позволяет принять измеренные значения потока энергии через популяцию за основу для сравнения разных моделей расчета, предложенных в последние годы для птиц.

Как видно из рис. 100, все модели согласно описывают характер изменения потока во времени и совпадают в указании времени пика. Результаты, полученные с марта по июнь и в августе, хорошо согласуются в разных моделях как между собой, так и с нашими измерениями. Однако в июле, когда разнообразие продуктивных процессов в популяции максимально, модели предсказали поток энергии на 67% (King, 1974), 45% (Utter, 1971), 19% (Дольник, 1971а) и 4% (Kendeigh et al., 1977) выше измеренного.

Модель Кинга, не учитывающая ни влияния температуры среды на *DEB*, ни продуктивных процессов, дает тем не менее хорошо совпадающий с нашими измерениями прогноз изменения потока во времени. Если бы в этой модели *DEB* оценивался не в 3.5 *BMR*, а в 2.1 *BMR*, уровень совпал бы с измеренным.

Модель Уттера переоценивает затраты энергии на выкармливание птенцов (3.7 *BMR*) и не учитывает затрат энергии на линьку. Поэтому суммарный за весь период поток энергии в ней оценен точно, но завышен на пике и занижен в августе.

Модель Дольника несколько завышает расход энергии на гнездовую активность и линьку.

Модель Кенди с соавторами, явившаяся финальным плодом усилий участников Международной биологической программы, ни в одной точке не отклоняется более чем на 5% от измеренного уровня. Эта модель, для применения которой необходимо знать только два параметра — массу птиц и температуру среды, — видимо, может эффективно использоваться при расчетах потока энергии через популяцию птиц, если плотность популяции и ее изменения верно определены.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф., Виноградова Н. В., Голиков А. Н., Дольник В. Р., Дольник Т. В., Ниценко А. А., Паевский В. А. Биологическая станция Зоологического института АН СССР «Рыбачий». Информация и библиография научных работ. Л., **1976**. 40 с.

Аникин В. И. О судьбе кладок и причинах гибели гнезд зяблика в Горьковской области. — Уч. зап. Горьк. пед. ин-та, **1970**, вып. 114, с. 72—77.

Аникин В. И., Парахин Г. А. Некоторые результаты кольцевания птенцов зяблика в Копосовской дубраве г. Горького. — Уч. зап. Горьк. пед. ин-та, **1967**, вып. 66, с. 222—227.

Беликов В. И., Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Кулигина С. Л., Спис Г. И., Старикова Т. П. Энергетические ресурсы эмбрионального развития мелких воробьиных. — Уч. зап. Перм. пед. ин-та, **1975**, вып. 146, с. 36—43.

Благосклонов К. Н. Некоторые закономерности роста птенцов насекомоядных птиц. — В кн.: Экология и миграция птиц Прибалтики. Рига, **1961**, с. 359—363.

Блюменталь Т. И. Линька и жирность некоторых воробьиных птиц на Куршской косе во время осеннего пролета 1959 г. — В кн.: Экология и миграция птиц Прибалтики. Рига, **1961**, с. 295—304.

Блюменталь Т. И. Дальнейшее изучение связи между жировыми резервами и миграционным поведением у мелких воробьиных птиц. — В кн.: Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф. Тарту, **1963**, с. 17—18.

Блюменталь Т. И. Географические различия в линьке и суточных ритмах биоэнергетических процессов в предмиграционный период у зяблика и пеночки-веснички в Прибалтике. — В кн.: Физиология птиц. Таллин, **1965а**, с. 8—10.

Блюменталь Т. И. Сезонные и суточные изменения веса птиц в природе. — В кн.: Новости орнитологии. Алма-Ата, **1965б**, с. 39—41.

Блюменталь Т. И. Изменение энергетических запасов (жирности) у некоторых воробьиных птиц Куршской косы в связи с участием их в миграции. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л., **1967**, с. 164—217. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 40).

Блюменталь Т. И. Результаты изучения весеннего предмиграционного периода у воробьиных птиц заповедника Кызыл-Агач. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, **1969**, кн. II, с. 63—65.

Блюменталь Т. И. Направленность летних перемещений воробьиных птиц. — В кн.: Матер. VII Прибалт. орнитол. конф. Рига, **1970**, кн. 1, с. 31—35.

Блюменталь Т. И. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект). — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., **1971**, с. 111—182. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 50).

Блюменталь Т. И., Гаврилов В. М., Дольник В. Р. О причинах волнообразности миграции зяблика. В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Таллин, **1967**, вып. 4, с. 69—80.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях. — В кн.: Орнитология. М., **1962**, вып. 4, с. 394—407.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Методика количественной оценки взаимного влияния различных видов птиц во время миграции. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., **1963**, кн. II, с. 110—117.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Географические и внутрипопуляционные различия в сроках размножения, линьки и миграции у некоторых перелетных воробьиных птиц. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, **1966**, с. 319—332.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Вес тела, длина крыла, жировые отложения и полет птиц. — Зоол. журн., **1970**, т. 49, с. 1069—1072.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р., Зимин В. Б., Носков Г. А., Урядова Л. П., Шильдмахер Г. Географические различия в сроках и соотношении послебрачной линьки, предмиграционного отложения жира и начала осенней миграции у зяблика. — В кн.: Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф. Тарту, **1963**, с. 19—21.

Блюменталь Т. И., Зимин В. Б. Широтные географические различия в особенностях размножения и линьки у трех видов воробьиных птиц в Прибалтике. — В кн.: Матер. VI Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, **1966**, с. 15—17.

Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М., **1976**. 192 с.

Виноградова Н. В., Шумаков М. Е. Продолжительность весеннего миграционного состояния у зябликов различных географических групп. — В кн.: Матер. VI Всесоюз. орнитол. конф. М., **1974**, кн. 1, с. 130—131.

Гаврилов В. М. Энергетический эффект изменения веса тела у зяблика. — В кн.: Тез. докл. отчет. научн. сес. Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1968 г. Л., **1969**, с. 17—18.

Гаврилов В. М. Зависимость метаболизма от поведения мелких воробьиных птиц. — В кн.: Поведение животных. М., **1972а**, с. 241—243.

Гаврилов В. М. Изменение состава тела у зябликов во время линьки. — В кн.: Тез. докл. VIII Прибалт. орнитол. конф. Таллин, **1972б**, с. 32—34.

Гаврилов В. М. Сезонные и суточные изменения уровня стандартного метаболизма у воробьиных птиц. — В кн.: Матер. VI Всесоюз. орнитол. конф. М., **1974а**, кн. 1, с. 134—136.

Гаврилов В. М. Метаболизм линяющих птиц. Зоол. журн., **1974б**, т. 53, с. 1363—1375.

Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Биоэнергетика и регуляция послебрачной и постювенильной линек у зябликов (Fringilla coelebs). — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., **1974**, с. 14—61. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 55).

Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Годовые циклы метаболизма, поведения и состава тела у перелетного и оседлого подвидов зяблика и домового воробья. — В кн.: Орнитология. М., **1976**, вып. 12, с. 178—199.

Гаврилов В. М., Дольник В. Р., Кескпайк Ю. Энергетический метаболизм зяблика в зимний период. — Изв. АН ЭстССР, **1971**, т. 19, с. 211—217.

Герман А. Л. Общественное поведение у грызунов. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд-ние биол., **1973**, т. 78, с. 12—24.

Даргольц В. Г. Опыт оценки энергетической стоимости наземной локомоции у птиц. — В кн.: Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., **1975**, кн. II, с. 74—76.

Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. VI. Птицы. М.; Л., **1940**. 856 с.
Добрынина И. Н. Супраоптическое и паравентрикулярные нейросекреторные ядра переднего гипоталамуса зяблика (Fringilla coelebs) и изменение их активности при искусственной фотостимуляции и дегидратации. — Науч. докл. высш. школы. Сер. биол. наук, **1974**, вып. 10, с. 48—51.
Дольник В. Р. Сравнение циклических изменений биоэнергетического состояния, линьки, полового цикла и двигательной активности у птиц в природе и в неволе. — В кн.: Матер. III Всесоюз. орнитол. конф. Львов, **1962**, кн. 1, с. 133—136.
Дольник В. Р. Изменение соотношения жирового и углеводного обмена как эндогенный стимул к миграции птиц. — Зоол. журн., **1966а**, т. 45, с. 897—909.
Дольник В. Р. К биоэнергетике линьки воробьиных птиц. — В кн.: Матер. VI Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, **1966б**, с. 62—65.
Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергетических приспособлений к условиям существования у 16 видов Passeriformes. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л., **1967а**, с. 115—163. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 40).
Дольник В. Р. О взаимосвязи жировых резервов перелетных птиц и миграции. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л., **1967б**, с. 96—114. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 40).
Дольник В. Р. Географические различия в сроках и соотношении линьки и осенней миграции у зяблика. — В кн.: Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин, **1967в**, с. 247—255.
Дольник В. Р. Биоэнергетические адаптации к миграции. — В кн.: Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин, **1967г**, с. 238—246.
Дольник В. Р. Роль жировых депо в регуляции метаболизма и поведения птиц во время миграции. — Зоол. журн., **1968**, т. 47, с. 1205—1216.
Дольник В. Р. Биоэнергетика летящей птицы. — Журн. общ. биол., **1969**, т. 30, с. 273—291.
Дольник В. Р. Величина продуктивной энергии птиц в разные фазы годового цикла. — Экология, **1971а**, № 5, с. 89—91.
Дольник В. Р. Энергетика перелетов птиц. — В кн.: Итоги науки. Сер. биол. Зоология позвоночных, вопросы орнитологии. М., **1971б**, с. 52—81.
Дольник В. Р. Астрономическая ориентация птиц. — В кн.: Ориентация птиц и территориальные связи популяций птиц. Рига, **1973а**, с. 14—61.
(Дольник В. Р.) Dolnik V. R. The water storation by the migratory fat deposition in Passer domesticus bactrianus Zar. et Kud. — the arid zone migrant. — In: Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Warszawa, **1973б**, p. 103—110.
Дольник В. Р. Суточные ритмы кормовой и локомоторной активности перелетных птиц. — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., **1974а**, с. 3—13. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 55).
Дольник В. Р. Окологодовая цикличность миграционного отложения жира, половой активности и линьки при постоянных фотопериодах у зяблика (Fringilla coelebs). — Журн. общ. биол., **1974б**, т. 35, с. 543—552.
Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М., **1975**. 398 с.
Дольник В. Р. Суточные и годовые циклы локомоторной активности зябликов (Fringilla coelebs). — В кн.: Физиологические основы миграционного состояния птиц. Л., **1976а**, с. 3—16. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 60).
Дольник В. Р. Прижизненная обработка кольцуемых птиц. — В кн.: Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М., **1976б**, с. 209—235.
Дольник В. Р. Модели, объясняющие прерывистость миграций птиц. — В кн.: Методы изучения миграций птиц. М., **1977**, с. 17—34.
Дольник В. Р., Блюменталь Т. И. Биоэнергетика миграций птиц. — Усп. соврем. биол., **1964**, т. 58, с. 280—301.
(Дольник В. Р., Блюменталь Т. И.) Dolnik V. R., Blyumental T. I. Autumnal premigratory and migratory periods in the chaffinch (Fringilla coelebs

coelebs) and some other temperate-zone passerine birds. — Condor, **1967**, vol. 69, p. 435—468.

Дольник В. Р., Блюменталь Т. И., Добрынина И. Н., Орлова Г. М., Кескпайк Ю. Физиология осеннего предмиграционного состояния у зяблика. — В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Таллин, **1967**, вып. 4, с. 81—91.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Биоэнергетические адаптации воробьиных птиц к зимовкам в высоких широтах. — В кн.: Физиология птиц. Таллин, **1967**, с. 242—246.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Биоэнергетика зяблика. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, **1969**, кн. II, с. 203—207.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Калорический эквивалент изменения веса тела у зяблика (Fringilla coelebs). — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., **1971а**, с. 226—235. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 50).

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Расход энергии на полет у некоторых воробьиных птиц. — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., **1971б**, с. 236—242. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 50).

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Фотопериодический контроль годовых циклов у зяблика—мигранта в пределах умеренной зоны. — Зоол. журн., **1972**, т. 51, с. 1685—1696.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М. Полуколичественный метод регистрации линьки у воробьиных птиц. — В кн.: Орнитология. М., **1974**, вып. 11, с. 110—125.

Дольник В. Р., Гаврилов В. М., Дьяченко В. П. Биоэнергетика и регуляция осеннего предмиграционного периода у зяблика (Fringilla coelebs coelebs). — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., **1974**, с. 62—100. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 55).

Дольник В. Р., Гаврилов В. М., Езерскас Л. И. Энергетические затраты мелких птиц на естественный миграционный полет. — В кн.: Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф. Тарту, **1963**, с. 65—67

Дольник В. Р., Гаврилов В. М., Езерскас Л. И. Биоэнергетика естественного миграционного полета птиц. — В кн.: Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Таллин, **1967**, с. 230—237.

Дольник В. Р., Кескпайк Ю., Гаврилов В. М. Биоэнергетика осеннего предмиграционного периода у зяблика. — В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту, **1969**, вып. 6, с. 125—147.

Дольник В. Р., Паевский В. А. О пределах способности мелких птиц к ориентации. — В кн.: Бионика. М., **1965**, с. 364—371.

Дольник В. Р., Паевский В. А. Изменение численности птиц Северо-Запада СССР в течение последних пятнадцати лет. — В кн.: Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, **1976а**, с. 86—88.

Дольник В. Р., Паевский В. А. Рыбачинская ловушка. — В кн.: Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М., **1976б**, с. 73—81.

Дольник В. Р., Паевский В. А. Динамика численности птиц прибалтийских популяций в 1960—1976 гг. — Экология, **1979**, № 4, с. 39—69.

Дольник В. Р., Шумаков М. Е. Проверка навигационных способностей птиц. — В кн.: Вопросы бионики. М., **1967**, с. 23—25.

Дольник В. Р., Шумаков М. Е. Ориентация зябликов, фотостимулированных зимой в весеннее миграционное состояние. — В кн.: Анализаторные системы и ориентированное поведение птиц. М., **1971**, с. 73—74.

Дольник Т. В. Циркадные ритмы локомоторной активности, питания и потребления кислорода у зяблика (Fringilla coelebs) в миграционный период. — Зоол. журн., т. 50, **1971**, с. 1835—1842.

Дольник Т. В. Энергетический баланс при выкармливании птенцов зяблика. — Экология, **1972**, № 4, с. 43—47.

Дольник Т. В. Суточные и сезонные циклы содержания глюкозы в крови некоторых воробьиных птиц и их значение в контроле миграционного состояния. — В кн.: Физиологические основы миграционного состояния птиц. Л., **1976**, с. 49—62. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 60).

Дьяченко В. П. Сезонные изменения суточного ритма содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках зяблика. — В кн.: Тез. докл. VIII Прибалт. орнитол. конф. Таллин, **1972**, с. 39—40.

Дьяченко В. П. Особенности секреции пролактина — возможного регулятора миграционного состояния — у птиц с разным проявлением миграции. — В кн.: Матер. VI Всесоюз. орнитол. конф. М., **1974, кн. 1**, с. 142.

Дьяченко В. П. Сравнение суточных ритмов содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках зябликов во время осенней миграции и в немиграционные фазы годового цикла. — В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту, **1975**, вып. 9, с. 158—164.

Зимин В. Б. Орнитофауна лиственно-хвойных молодняков южной Карелии. — В кн.: Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, **1976**, с. 7—15.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В. Результаты отлова и мечения птиц в гнездовой период. — В кн.: Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, **1976**, с. 96—102.

Изгалиев Б. И. К экологии зяблика в Липецкой области. — Экология, **1974**, № 4, с. 86—88.

Ильина Т. А. Взаимоотношения в семейной группе зябликов в послегнездовой период. — В кн.: Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, **1976**, с. 109—113.

Ильина Т. А. Элементы полигамии в гнездовом поведении зяблика. — В кн.: Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев, **1977**, с. 18—19.

Ильина Т. А. Стайное поведение зябликов в периоды весенней миграции и половой активности (по наблюдениям в неволе). — В кн.: Вторая Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Тез. сообщ. Алма-Ата, **1978**, ч. 1, с. 66—68.

Каменский Ю. Н., Болотников А. М. Газообмен в период эмбрионального развития птиц. Уч. зап. Перм. пед. ин-та, **1973**, вып. 113, с. 15—28.

Королькова Г. Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М., **1963**. 126 с.

Люлеева Д. С. Весенние миграции птиц на Куршской косе по данным визуальных наблюдений 1959—1960 гг. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л., **1967**, с. 26—50. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 40).

Люлеева Д. С. Некоторые особенности биологии ласточек в период миграции. — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., **1971**, с. 183—225. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 50).

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., **1959**. 281 с.

Меженный А. А. Некоторые особенности миграций птиц на Куршской косе по данным визуальных наблюдений 1959—1960 гг. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л., **1967**, с. 3—25. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 40).

Мешков М. М. Осенний пролет воробьиных птиц в районе Псковско-Чудского водоема. В кн.: Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига, **1961**, с. 199—206.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М., **1976**. 292 с.

Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум П. Н. Изучение демографии гнездовых популяций методом кольцевания. — В кн.: Методы изучения миграций птиц. М., **1977**, с. 46—61.

Наумов Р. Л. Методика абсолютного учета птиц в гнездовой период на маршрутах. — Зоол. журн., 1965, т. 44, с. 81—94.

Нейфельдт И. А. Питание воробьиных птиц в южной Карелии. — Зоол журн., **1961**, т. 40, с. 416—426.

Некрасов Б. В. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц. — Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук, **1958**, вып. 6, с. 47—68.

Некрасов Б. В. О морфобиологических особенностях челюстного аппарата вьюрков (Fringillidae), связанных с зерноядностью. — В кн.: Отчет. науч. сес. по итогам работ 1969 г. Тез. докл. Л. **1970**, с. 19—20.

Некрасов Б. В. Морфологичекие особенности челюстного аппарата вьюрковых (Fringillidae), связанные с зерноядностью. В кн.: Систематика, морфология и биология птиц. Л., 1978, с. 35—175. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 68).

Некрасов Б. В., Олигер Т. И. Семейство вьюрковые (Fringillidae). — В кн.: Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М. **1978**, с. 175—202.

Ниценко А. А. Наблюдения над зарастанием дюнных песков Куршской косы. — Вестн. ЛГУ Сер. биол., **1968**, т. 21, с. 69—79.

Ниценко А. А. Растительность Куршской косы (Калининградской области и Литовской ССР). — В кн.: Путевод. X Прибалт. экспедиции—совещания ботаников. Вильнюс, **1969**, с. 67—68.

Новиков Г. А. Географическая изменчивость плотности населения лесных птиц в европейской части СССР и сопредельных странах. — Зоол. журн., **1960**, т. 39, с. 433—447.

Носков Г. А. Линька зяблика (Fringilla coelebs). Зоол. журн., **1975**, т. 54, с. 413—424.

Носков Г. А., Рымкевич Т. А., Шибков А. А., Панкинов Д. И. Заметки об экологии крымского зяблика (Fringilla coelebs solomkoi Mensb. et Susch.). — Вестн. ЛГУ Сер. биол., **1975**, т. 3, с. 8—15.

Паевский В. А. Постоянство индивидуальных сроков и путей сезонных передвижений птиц. — В кн.: Матер. III Всесоюз. орнитол. конф. Львов, кн. 2, **1962**, с. 131—132.

Паевский В. А. Популяционное распределение мигрирующих через Прибалтику зябликов. — В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Таллин, **1967а**, вып. 4, с. 59—68.

Паевский В. А. О территориальном поведении молодых птиц лесных видов в послегнездовое время. — В кн.: Миграции птиц Прибалтики. Л. **1967б**, с. 87—95. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 40).

Паевский В. А. Половые и возрастные различия сроков и путей миграций некоторых воробьиных птиц. — В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Л., **1969а**, вып. 9, с. 23—37.

Паевский В. А. Количественное соотношение самцов и самок в природе у некоторых видов воробьиных. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, **1969б**, кн. II, с. 482—484.

Паевский В. А. Смертность и возрастной состав популяции зяблика. — В кн.: Тез. докл. отчет. науч. сес. Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1969 г. Л., **1970**, с. 20—21.

Паевский В. А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе. — В кн.: Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Л., **1971**, с. 3—110. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 50).

Паевский В. А. Индивидуальная изменчивость миграционного распределения во времени и пространстве у некоторых видов воробьиных. — В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту, **1972а**, вып. 7, с. 3—17.

Паевский В. А. О точности установления сроков прилета птиц в свой гнездовой район. — В кн.: Тез. докл. VIII Прибалт. орнитол. конф. Таллин, **1972б**, с. 84—85.

Паевский В. А. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц. — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., **1974**, с. 142—185. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 55).

Паевский В. А. Соотношение межпопуляционных различий весеннего прилета и пролета европейских воробьиных птиц. — В кн.: Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Тарту, **1975**, вып. 9, с. 3—13.

Паевский В. А. Возрастные особенности территориального поведения зябликов по данным повторных отловов. — В кн.: Физиологические основы миграционного состояния птиц. Л., 1976, с. 98—101. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 60).

Паевский В. А. Основные методы определения демографических параметров популяций птиц. — В кн.: Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977а, кн. I, с. 70—82.

Паевский В. А. Эколого-демографический анализ мигрирующих птиц. — В кн.: Методы изучения миграций птиц. М., 1977б, с. 61—74.

Паевский В. А., Виноградова Н. В. Биология гнездования и демография зяблика Куршской косы по десятилетним данным. — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., 1974, с. 186—206. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 55).

Паевский В. А., Виноградова Н. В., Ефремов В. Д. Демографические аспекты миграций певчих птиц. — В кн.: Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., 1975, кн. 1, с. 83—85.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Постников С. Н. Суточные изменения веса тела некоторых воробьиных птиц при низких температурах. — Зоол. журн., 1975, т. 54, с. 402—407.

Постников С. Н. Усвоение пищи у зерноядных воробьиных птиц. — Зоол. журн., 1976, т. 55, с. 463—465.

Прокофьева И. В. Материалы по питанию зяблика в Ленинградской области. — Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена. Сер. биол., 1963, вып. 230, с. 71—86.

Прокудина Т. А. Изучение послегнездовых перемещений и социального поведения зябликов при помощи мечения цветными кольцами. — В кн.: Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., 1975, кн. II, с. 123—125.

Рогачева Э. В. Методы учета численности мелких воробьиных птиц. — В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963, с. 117—130.

Соколов Л. В. Неравнозначная роль ранних и поздних выводков в поддержании популяции зяблика на Куршской косе. — Зоол. журн., 1975, т. 54, с. 257—265.

Соколов Л. В. Сроки образования связи с районом будущего гнездования у некоторых перелетных воробьиных птиц на Куршской косе. — Зоол. журн., 1976а, т. 55, с. 395—401.

Соколов Л. В. Временна́я и энергетическая регуляция продолжительности осеннего миграционного состояния у молодых и взрослых зябликов (Fringilla coelebs). — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., 1976б, с. 80—86. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 65).

Соколов Л. В. Окончание весеннего миграционного состояния у молодых (первогодков) и взрослых зябликов (Fringilla coelebs). — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., 1976в, с. 87—94. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 65).

Соколов Л. В. Территориальное поведение молодых птиц, запечатление территории. — В кн.: Методы изучения миграций птиц. М., 1977, с. 161—176.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., 1975. 271 с. (Пер. с англ.).

Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благосклонов К. Н. Птицы и вредители леса. Значение птиц в регулировании численности вредных насекомых леса и лесных посадок. М., 1950. 182 с.

Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Поведенческие механизмы, синхронизирующие развитие птенцов одной семьи при неодновременном их вылуплении. — Зоол. журн., 1977, т. 56, с. 1196—1206.

Шапочников Ф. Опыт количественного учета орнитофауны в лесном заказнике Пустынской биостанции ГГУ. — Уч. зап. Горьк. ун-та, 1938, вып. 8, с. 118—141.

Шовен Р. Поведение животных. М., **1972**. 487 с. (Пер. с франц.).
Шумаков М. Е. Первые результаты исследований перелетной ориентации воробьиных птиц методом круглой клетки. — В кн.: Вопросы бионики. М., **1965**, с. 371—378.
Шумаков М. Е. Исследование перелетной ориентации воробьиных птиц. Вестн. ЛГУ Сер. биол., **1967а**, № 3, с. 106—118.
Шумаков М. Е. Эксперименты по определению возможности магнитной ориентации. — В кн.: Вопросы бионики. М., **1967б**, с. 519—523.
Шумаков М. Е. Годовой цикл ориентации зяблика (Fringilla coelebs) и его взаимосвязь с другими компонентами миграционного состояния. — В кн.: Физиологические основы миграционного состояния птиц. Л., **1976а**, с. 89—97. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 60).
Шумаков М. Е. Вариации продолжительности жироотложения, миграционной активности и ориентации при завершении весеннего миграционного состояния у зяблика (Fringilla coelebs). — В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., **1976б**, с. 95—101. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 65).
Шумаков М. Е., Виноградова Н. В. К вопросу о факторах, определяющих окончание миграции. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, **1969**, кн. II, с. 730—732.
Шумаков М. Е., Виноградова Н. В. Ориентация птиц, лишенных возможности использовать зрительные ориентиры. — В кн.: Матер. VII Прибалт. орнитол. конф. Рига, **1970**, кн. II, с. 135—143.
Шумаков М. Е., Виноградова Н. В. Формирование и длительность осеннего миграционного состояния у молодых и взрослых зябликов Куршской популяции. — В кн.: Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц. М., **1971**, с. 115—116.
Шумаков М. Е., Виноградова Н. В. Возрастные и популяционные вариации длительности миграционного состояния у зяблика. — В кн.: Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., **1975**, кн. II, с. 91—94.
Шумаков М. Е., Виноградова Н. В., Паевский В. А. Линька и формирование миграционного состояния у зябликов (Fringilla coelebs) из ранних и поздних выводков, выращенных в неволе. — Зоол. журн., **1972**, т. 51, с. 113—118.
Щеголев В. И. Количественный учет птиц в лесной зоне. — В кн.: Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс, **1977**, кн. 1, с. 95—102.
Яблонкевич М. Л. Зависимость содержания неэстерифицированных жирных кислот в плазме крови от уровня миграционного отложения жира у зябликов (Fringilla coelebs L.). — Журн. эвол. биохим. и физиол., **1974**, т. 10, с. 579—585.
Яблонкевич М. Л. Годовые и суточные ритмы весов основных компонентов полетных мышц у зябликов (Fringilla coelebs L.). — Зоол. журн., **1975а**, т. 54, с. 1213—1220.
Яблонкевич М. Л. Вес тела и его регуляция в период миграции у зяблика. — В кн.: Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., **1975б**, кн. II, с. 97—100.
Яблонкевич М. Л. Регуляция веса тела у мигрирующего и оседлого видов птиц. — В кн.: Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, **1976а**, с. 282—284.
Яблонкевич М. Л. Роль липидов в контроле миграционного поведения и веса тела зябликов (Fringilla c. coelebs) в миграционные периоды. — В кн.: Физиологические основы миграционного состояния птиц. Л. **1976б**, с. 17—48. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 60).
Яблонкевич М. Л. Регуляция веса тела у птиц. — В кн.: Методы изучения миграций птиц. М., **1977**, с. 176—198.

Baldwin S. P., Kendeigh S. C. Variations in the weight of birds. — Auk, 1938, vol. 55, p. 416—467.

Berthold P. Animalische und vegetablische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. — J. Ornithol., **1976a**, vol. 117, p. 145—209.
Berthold P. Über den Einfluss der Fettdeposition auf Zugunruhe bei der Gartengrasmücke Sylvia borin. — Vogelwarte, **1976b**, Bd 28, S. 263—266.
Blem C. R. Laboratory measurements of metabolized energy in some passerine nestlings. — Auk, **1973**, vol. 90, p. 895—897.
Blem C. R. Energetics of nestling house sparrow Passer domesticus. — Comp. Biochem. Physiol., **1975**, vol. 52A, p. 305—312.
Brody S. Bioenergetics and growth. New York, **1945.** 1023 p.
Bryson A. G. S. Isle of May Bird Observatory report 1950. — Scot. Nat., **1951**, vol. 63, p. 56—63.
Cain B. W. Energetics of growth for black-billied tree ducks. — Condor, **1976**, vol. 78, p. 124—128.
Conder P. J. Individual distance. — Ibis, **1949**, vol. 91, p. 649—655.
Crook J. H. The basis of flock organization in birds. — In: Current problems in animal behaviour. Cambridge, **1961**, p. 125—149.
Curio E. Geburtsortstreue und Lebenserwartung junger Trauerschnäpper (Muscicapa h. hypoleuca Pall.). — Vogelwelt, **1958**, Bd 79, S. 135—148.
Davis P. Robin recaptures on Fair Isle. — Brit. Birds, **1962**, vol. 55, p. 225—229.
Deelder C. L. On the autumn migration of the Scandinavian chaffinch (Fringilla c. coelebs L.). — Ardea, **1949**, vol. 37, p. 1—88.
Deevey E. S. Life tables for natural populations of animals. — Quart. Rev. Biol., **1947**, vol. 22, p. 283—314.
Diehl B., Kurowski X., Myrcha A. Changes in the body composition and caloric value of nestling red-backed shrikes, Lanius collurio L. — Bull. Acad. Pol. Sci., **1972**, vol. 20, Cl. II, p. 837—843.
Diehl B., Myrcha A. Bioenergetics of nestling red-backed shrikes, Lanius collurio L. — Condor, **1973**, vol. 75, p. 259—264.
Dierschke F. Sommervogelbestände nordwestdeutscher Kiefernforsten. — Vogelwelt, **1973**, Bd 94, S. 201—225.
Dilger W. C. Agonistic and social behaviour of captive redpolls. — Wilson Bull., **1960**, vol. 72, p. 114—132.
Drent R. The natural history of incubation. — In: Breeding biology of birds. Washington, **1973**, p. 262—311.
Dunn E. H. Growth, body components and energy content of nestling double-crested cormorants. — Condor, **1975**, vol. 77, p. 431—438.
Dyrcz A. Badania porównawcze nad awifauna środowisk lešnego i parkowego. — Acta ornithol., **1963**, T. 7, S. 338—385.
Eber G. Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvögel. — Biol. Abh., **1956**, Hf. 13/14, S. 1—60.
El-Wailly A. J. Energy requirements for egg-laying and incubation in the zebra finch, Taeniopygia castanotis. — Condor, **1966**, vol. 68, p. 582—594.
Flegg J., Zink G. Standartization in European ornithology. Auspicium Supplementum. Max-Planck-Gesellschaft-Dokumentationsstelle, **1973.**
Haldane J. B. S. The calculation of mortality rates from ringing data. — In: Acta XI Congr. Int. Ornithol. Basel; Stuttgart, **1955**, p. 454—458.
Hagen J., Hagen A., Ostbye E., Skar H. J. Some chemical elements in the body of the meadow pipit, Anthus pratensis (L.). — Norw. J. Zool., **1976**, vol. 24, p. 279—289.
Hansen L. Birds killed at lights in Denmark 1886—1939. — Vid. medd. naturhist. foren. København, **1954**, vol. 116, p. 269—368.
Helms C. W., Drury W. H. Winter and migratory weight and fat field studies on some North American buntings. — Bird-Band., **1960**, vol. 31, p. 1—40.
Herreid C. F., Kessel B. Thermal conductance in birds and mammals. — Comp. Biochem. Physiol., **1967**, vol. 21, p. 405—414.
Hinde R. A. Comparative study of the courtship of certain finches (Fringillidae). — Ibis, **1955**, vol. 97, p. 701—745.

Hinde R. A. Comparative study of the courtship of certain finches (Fringillidae). — Ibis, 1956, vol. 98, p. 1—23.
Kale H. W. Ecology and bioenergetics of the long-billed marsh wren, Telmatodytes palustris griseus (Brewster), in Georgia salt marshes. — Publs. Nuttall Ornithol. Club, 1965, N 5. 142 p.
Kear J. Food selection in finches with special reference to interspecific differences. — Proc. Zool. Soc. London, 1962, vol. 138, p. 163—204.
Kendeigh S. C. Thermodynamics of incubation in the house wren, Troglodytes aedon. — In: Proc. XIII Int. Ornithol. Congr. Baton Rouge; Louisiana, 1963, vol. 2, p. 884—904.
Kendeigh S. C., Dolnik V. R., Gavrilov V. M. Avian energetics. — In: Granivorous birds in ecosystems. International Biological Programme/Ed. J. Pinowski, S. C. Kendeigh. Cambridge, 1977, vol. 12, p. 125—204.
Kendeigh S. C., Kontogiannis J. E., Mazae A., Roth R. R. Environmental regulation of food intake by birds. — Comp. Biochem. Physiol., 1969, vol. 31, p. 369—379.
King J. R. Autumnal migratory fat deposition in the white-crowned sparrow. — Proc. XIII Int. Ornithol. Congr., II, 1963, p. 940—949.
King J. R. Energetics of reproduction in birds. — In: Breeding biology of birds. Washington, 1973, p. 78—107.
King J. R. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. — In: Avian Energetics. Nuttall Ornithol. Club Publication, N 15/Ed. R. A. Paynter. Cambridge; Massachusets, 1974, p. 4—85.
Kontogiannis J. E. Day and night changes in body weight of the white-throated sparrow, Zonotrichia albicollis. — Auk, 1967, vol. 84, p. 390—395.
Lack D. The natural regulation of animal numbers. London, 1954. 343 p.
Lasiewski R. C., Dawson W. R. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. — Condor, 1967, vol. 69, p. 13—23.
Lehmann W. Die Vogelwelt eines Torfmoos-Fichtenwalds. — Beitr. Naturk. Niedersachs., 1972, Bd 25, S. 52—70.
Löhrl H. Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (Ficedula albicollis). — J. Ornithol., 1959, vol. 100, p. 132—140.
Marler P. Behaviour of the chaffinch, Fringilla coelebs. — Behaviour, Leiden, 1956a, suppl. 5. 184 p.
Marler P. Studies of fighting in chaffinches. 3. Proximity as a cause of aggresion. — Brit. J. Animal Behav., 1956b, vol. 4, p. 23—30.
Marler P. The voice of the chaffinch and its function as a language. — Ibis, 1956c, vol. 98, p. 231—261.
Marler P., Hamilton W. Mechanisms of animal behaviour. New York, 1966. 771 p.
Mascher J. W. Weight variations in resting dunlins (Calidris a. alpina) on autumn migration in Sweden. — Bird-Band., 1966, vol. 37, p. 1—34.
Meier A. H., Trobec T. N., Haumaker H. G., MacGregor R., Russo A. S. Daily variation in the effects of handling on fat storage and testicular weights in several vertebrates. — J. Exp. Zool., 1973, vol. 184, p. 2—10.
Mertens J. A. L. The influence of brood size in the energy metabolism and water loss of nestling great tits Parus major major. — Ibis, 1969, vol. 111, p. 11—16.
Mertens J. A. L. Thermal conditions for successful breeding in great tits (Parus major L.). 1. Relation of growth and development of temperature regulation in nestling great tits. — Oecologia (Berl.), 1977, vol. 28, p. 1—29.
Morton M. L. Diurnal feeding patterns in white-crowned sparrow, Zonotrichia leucophrys gambelii. — Condor, 1967, vol. 69, p. 491—512.
Mueller H. C., Berger D. D. Analysis of weights and lipids in transient Swainson's thrushes. — Bird-Band., 1966, vol. 37, p. 83—112.

Myrcha A., Pinowski J., Tomek T. Energy balance of nestlings of tree sparrows, Passer montanus (L.). — In: Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Warszawa, **1973**, p. 59—83.
Myrcha A., Pinowski J. Variations in the body composition and caloric value of nestling tree sparrows (Passer m. montanus L.). — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, **1969**, vol. 17, p. 475—480.
Navasaitis A. Paprastojo Kikilio — Fringilla coelebs coelebs L. — tyrimai Lietuvoje. — Liet. Zemes ukio Akad. Moksl. darbai, **1961**, vol. 8, p. 37.
Newton I. Finches. London; Collins, **1972**. 288 p.
Nilsson S. G. Density compensation and competition among birds breeding on small islands in a South Swedish lake. — Oikos, **1977**, vol. 28, p. 170—176.
Norton D. W. Ecological energetics of calidridine sandpipers breeding in northern Alaska. Fairbanks, **1973**. 163 p.
O'Connor R. J. Initial size and subsequent growth in passerine nestlings. — Bird-Band., 1975, vol. 46, p. 329—340.
O'Connor R. J. Weight and body composition in nestling blue tits, Parus caeruleus. — Ibis, **1976**, vol. 118, p. 108—111.
O'Connor R. J. Differential growth and body composition in altricial passerines. — Ibis, **1977**, vol. 119, p. 147—166.
Palmgren M., Palmgren P. Über die Wärmeisolierungs-Kapazität verschiedener Kleinvögelnester. — Ornis fenn., **1939**, t. 16, s. 1—6.
Palmgren P. Quantitativen Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. — Acta Zool. Fenn., **1930**, t. 7, s. 2—218.
Parsons J. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the herring gull (Larus argentatus). — Nature, **1970**, vol. 228, p. 1221—1222.
Penney J. G., Bailey E. D. Comparison of the energy requirements of fledgeling black ducks and American coots. — J. Wildlife Managem., **1970**, vol. 34, p. 105—140.
Perdeck A. C. Two types of orientation in migrating starlings, Sturnus vulgaris L., and chaffinches, Fringilla coelebs L., as revealed by displacement experiments. — Ardea, **1958**, vol. 46, p. 1—37.
Pinowski J., Williamson K. Proceedings of the fourth meeting of the international bird census commitee and second meeting of the European ornithological atlas committee. — Acta ornithol., **1974**, vol. 14, p. 144—461.
Raiss R. Aufenthaltsdauer und Körpergewichtsverlauf von auf dem Herbstzug in Helgoland rastenden Sing-Rotdrosseln und Amseln. — J. Ornithol., **1976**, vol. 117, p. 345—352.
Ranoszek E., Witkowski J. Badania ilościowe awifauny borów sosnowych doliny Baryczy z próba doświadczalnej oceny przydatnósci dwu wariantów metody kartograficznej. — Acta Univ. Bratisl., **1975**, vol. 301, p. 69—83.
Rheiwald G., Gutscher H. Dispersion und Ortstreue der Mehlschwalbe (Delichon urbica). — Vogelwelt, **1969**, Bd 90, S. 121—140.
Ricklefs R. E. Relative growth, body constituents and energy content of nestling barn swallows and red-winged blackbirds. — Auk, **1967**, vol. 84, p. 560—570.
Ricklefs R. E. Patterns of growth in birds. — Ibis, **1968**, vol. 110, p. 419—451.
Ricklefs R. E. Fecundity, mortality and avian demography. — In: Breeding biology of birds. Washington, **1973**, p. 366—447.
Ricklefs R. E. Energetics of reproduction in birds. — In: Avian Energetics. Nuttall Ornithol. Club Publication, N 15/Ed. R. A. Paynter. Cambridge; Massachusets, **1974**, p. 152—292.
Royama T. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits Parus major. — Ibis, **1966**, vol. 108, p. 313—347.
Schartz R. L., Zimmerman J. L. The time and energy budget of the male Dickcissel (Spiza americana). — Condor, **1971**, vol. 73, p. 65—76.
Schifferli L. The effect of egg-weight on the pre-hatching and post-hatching growth rate in the fowl. — Poultry Sci., **1973**, vol. 29, p. 570—574.

Scholz M. Untersuchungen zur Siedlungsdichte und Reviergrösse der Vögel in einem Perlgras-Buchenwald in Cappenberg bei Lünen. — Vogelwelt, **1972**, Bd 93, S. 121—123.
Scott V. R. The analysis of social organization in animals. — Ecology, **1956**, vol. 37, p. 213—221.
Soikkeli M. Dispersal of dunlins (Calidris alpina) in relation to sites of birth and breeding. — Ornis fenn., **1970**, t. 47, s. 1—9.
Stiven A. E. Food energy available for and required by the blue grouse chick. — Ecology, **1961**, vol. 42, p. 547—553.
Sugden L. G., Harris L. E. Energy requirements and growth of captive lesser scaup. — Poultry Sci., **1972**, vol. 51, p. 625—633.
Thienemann J. Von Vogelzug in Rossitten. Neumann, **1931**. 174 S.
Tinbergen N. Over de Trekwegen van Vinken (Fringilla coelebs). — Ardea, **1941**, vol. 30, p. 42—73.
Tomek T. Elementy bilansu energetycznego piskląt gawrona Corvus f. frugilegus L. Kraków, **1975**, 64 p.
Tomek T., Waligóra E. Nesting of the chaffinch, Fringilla coelebs coelebs Linnaeus, 1758. — Acta zool. cracov., **1976**, vol. 21, p. 13—32.
Utter J. M. Daily energy expenditures of free-living purple martins (Progne subis) and mockingbirds (Mimus polyglottos) with a comparison of two northern populations of mockingbirds. — Ph. D. Thesis, Rutgers University, **1971**.
Verheyen R. La migration du Pinson chanteur, Fringilla coelebs (L.) en Belgique. — Gerfaut, **1960**, Ann. 50, fasc. 1, p. 101—153.
Verner J. Survival and dispersal of male long-billed marsh wrens. — Bird-Band., **1971**, vol. 42, p. 92—98.
Westerterp K. The energy budget of the nestling starling Sturnus vulgaris, a field study. — Ardea, **1973**, vol. 61, p. 137—158.
Wiens J. A., Innis G. S. Estimation of energy flow in bird communities. II. A simulation model of activity budgets and population bioenergetics. — In: Proc. 1973 Summer Computer Simulation Councils, Inc., La Jolla, Calif., **1973**, p. 739—752.
Wisemann A. J. Changes in body weight of American goldfinches. — Wilson Bull., **1975**, vol. 87, p. 390—411.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ [1]

Бюджет
времени 3.1; 10
энергии 3.1; 7.6; 12.1

Взаимоотношения социальные
брачных партнеров 1.4; 5.3.4; 10.2.1, 10.2.2; 12.1, 12.3
в стае 5.3.9; 7.2
птенцов 5.3.2, 5.3.5; 13.1, 13.13, 13.14
родителей с птенцами 1.4; 5.3.5, 5.3.6, 5.3.7, 5.3.8; 10.2.6, 10.2.7; 11.1.1; 12.1, 12.3; 13.1
соседей по участку 10.2.1; 12.1, 12.3
Вода
пищи 1.8
потребление 13.14
тела 3.7; 4.1.4.1; 6.5
Вождение выводка
дистанция перемещения 10.2; 11.1.1
поведение птенцов 10.2.7
покидание гнездового участка 10.2.7; 11.1.1
распад и объединение выводков 10.2.7; 11.1.1
сроки 10.2.7; 11.1.1
участие самца 10.2.6, 10.2.7; 12.1, 12.3
Возрастной состав
пар 9.6
популяции 9.6; 14.2
Возрастные признаки 4.1.2; 5.2, 5.3; 6.2; 13.1
Возвращение
взрослых 10.2.1; 11.2.1
молодых 10.2.1; 11.2.2
после завоза 11.3
ранних и поздних 11.2.2
Враги 9.4
Выводок
вождение 10.2.7; 11.1.1; 12.1, 12.3
метаболизм 13.12, 13.13, 13.14
перемещение 10.2.7; 11.1.1
пищевые потребности 1.4; 13.5, 13.6
поведение 10.2.7; 13.1, 13.11, 13.13, 13.14
поверхность 13.14
радиус 13.14
размер 9.1; 13.14
теплоотдача 13.11, 13.12, 13.14
число на самку 9.3, 9.6
Выкармливание и см. Птенец и Выводок
затраты времени 10.2.6
затраты энергии 3.4, 3.9; 12.1, 12.3
масса приносимого корма 1.4; 13.6
участие самца 1.4; 10.2.6; 12.3
число прилетов с кормом 3.4; 10.2.6
Выкармливания период
годовые вариации 9.4, 9.5
поведение птенцов 5.3.5
поведение родителей 3.4; 5.3.5; 10.2.6, 10.2.7
сроки 9.4, 9.5; 14.1.1
успешность 9.4
Вылет
из гнезда 9.5; 10.2.7; 13.1
хирономид 1.2, 1.3
Вылупление
годовые вариации 9.4, 9.5
поведение родителей 10.2.6
последовательность 10.2.6
сроки 9.4, 9.5; 14.1.1
успешность 9.4

Гнездо
выбор места 9.2; 10.2.3
высота расположения 9.2

[1] Цифры указывают порядковый номер главы и раздела

гибель 9.4
масса 3.1
сезонные изменения 3.1; 10.2.3
материал 10.2.3
поверхность 3.3.3
радиус 3.3.3
распределение по древесным породам 9.2
растаскивание 9.4; 10.2.3
строение 10.2.3
затраты времени 3.1; 10.2.3
затраты энергии 3.1; 12.1, 12.3
продолжительность 3.1; 10.2.3
температура 3.3.2
теплоотдача 3.1
теплопроводность 3.3.1
функция 3.1
Гнездовой участок
верность ему 10.2.1, 10.2.2; 11.2.1
выбор 10.2.1
границы 10.2.1
занятие первогодками 10.2.1
защита 10.2.1, 10.2.6; 12.1, 12.3
размеры 3.4; 10.2.1
распределение по стациям 9.2
функция 1.4
число соседей 10.2.1
Гнездовой цикл
полный удачный 9.5; 12.3
средний в популяции 9.5; 12.3; 14.1.1
Гнездостроительный период и см. Гнездо
возрастные вариации 10.2.1
годовые вариации 9.4, 9.5
затраты времени 3.1; 9.5; 10.2.3
затраты энергии 3.1; 12.1, 12.3
поведение 10.2.3
сезонные вариации 3.1; 10.2.3
сроки 9.3, 9.4, 9.5
Голос 10.2.1; 12.1
пение 10.2.1; 12.1
затраты времени 10.2.1
сезонные вариации 10.1
сигнальное значение 10.2.1

Длина
крыла 4.1.4.1, 4.1.4.2
хвоста 6.1

Ежедневный энергетический бюджет 2.1, 2.5.1, 2.6, 2.7; 12.1, 12.3; 13.5, 13.6

Жир тела 4.1.4.2; 7.2, 7.5, 7.6
баллы 4.1.4.2
источник энергии 3.6; 7.6
пределы 4.1.4.2
цикл 4.1.3, 4.1.4
сезонный 4.1.4
суточный 4.1.3

Занятие территории 10.2.1
Запечатление территории будущего гнездования 11.3
возраст 11.3
зимовки 7.5
сроки 11.3
Зимовки
климат 2.7; 8
кочевки 8
места 7.3; 8
перемещения 7.3
питание 1.2, 1.3, 1.4; 8
поведение 8
половые различия 7.3; 8
размещение популяций 7.3
рано и поздно мигрирующих 7.3

Иммигранты 6.6, 6.7; 7.1; 11.1.3, 11.1.4; 14.1.2
Индивидуальная дистанция 5.3.2, 5.3.3.3; 10.2.1

Калорический эквивалент 3.6, 3.7; 4.1.3; 13.9
Кладка
вторые кладки 9.3
затраты энергии на инкубацию 3.3, 3.9; 12.1, 12.3
повторная кладка 9.3, 9.4
размер 3.2; 9.3
сезонная вариация 9.3
скорость остывания 3.3.2
теплоотдача 3.3
энергия синтеза 3.2

Линька
влияние
состава пищи 1.2; 3.8; 6.5
температуры 6.3
фотопериода 6.3
затраты энергии 3.8, 3.9; 6.3; 14.1.8
значение аминокислот 3.8; 6.5
изменение состава тела 6.5
индекс регенерации оперения 6.2, 6.3
калорийность перьев 3.8
масса сменяемого оперения 3.8; 6.2, 6.3
перьев
кроющих крыла 6.2, 6.3
полетных 6.3
тела 6.2, 6.3
поведение 6.6
послебрачная 6.3
продолжительность 6.3
скорость 6.3

стадии 6.3
постювенильная 6.2
влияние даты вылупления 6.2, 6.4
продолжительность 6.2
скорость стадии 6.2
эндогенный ритм 6.4
эндокринный контроль 6.3
Линьки период
влияние
иммигрантов 6.6, 6.7
размножения 6.2
сроков вылупления 6.1, 6.2
годовые вариации 6.6
синхронизация 6.2, 6.3, 6.4, 6.6
сроки 6.2, 6.3, 6.4, 6.6; 11.1.6; 14.1.2
Масса тела 4.1, 4.2; 7.5, 7.6; 14.1.3
влияние
активности 4.1.5.2, 4.1.5.3; 7.5
воды 4.1.4.1; 6.5
возраста 4.1.2
времени суток 4.1.3
длины крыла 4.1.5.2
жира 4.1.4.2, 4.1.5.3; 7.5, 7.6
лабораторного содержания 4.1.4.3; 5.3.3.2
нагрузки 4.1.5.1, 4.1.5.2, 4.1.5.3
питания 1.10; 4.1.3
повторных отловов 4.1.4.4
полета 4.1.4.1, 4.1.5.2; 7.6
сезона 3.6; 4.1.4
хендлинга 4.1.4.4
нежирная 4.1.4.1; 6.5
постоянство 4.1.5
пределы 4.1.1
регуляция 4.1.5; 7.6
самок и самцов 4.1.1, 4.2; 13.1

Метаболизм и см. Энергия
базальный 2.3.1, 2.5.1, 2.5.2, 2.7
годовой цикл 2.3.1, 2.7
дневной 2.3.1
ночной 2.3.1, 2.5,1, 2.5.2
определение 2.3.1
стандартный 2.3.3, 2.5.2
годовой цикл 2.3.3
зависимость от температуры среды 2.3.3, 2.5.2; 3.3.3
определение 2.3.3
Миграция
беспосадочный полет 3.7; 7.6
больных 7.2
жировые резервы 3.7; 4.1.4.2; 7.3, 7.5, 7.6
миграционное состояние 7.5; 11.1.6
накопление жира 3.6, 3.7; 4.1.4.2; 7.5
питание 1.3; 7.5
поведение 5.3.9; 7.1
прерывистость 3.7; 7.2, 7.6
пролетный путь 7.3
протяженность 3.7; 7.1
различия половые, возрастные, популяционные 7.1, 7.3
регуляция 7.5
скорость 3.7; 7.1, 7.6
сроки 7.1
суточный ритм 7.1, 7.5
транзитных особей 6.7; 7.1, 7.3
угол разлета 7.4
энергетика 3.7, 3.9; 7.6
Моделирование 2.5; 3.2, 3.3.2; 13.2; 14.2

Насиживания период и см. Яйцо и Кладка
годовые вариации 9.3, 9.5
затраты времени 3.3.3; 9.5; 10.2.1, 10.2.5
затраты энергии 3.3, 3.9; 12.1, 12.3
поведение 3.3; 10.2.1; 10.2.5
ритм 3.3.3
сроки 9.3, 9.5; 14.1.1

Ориентация
азимутная и бикоординатная 7.4
взрослых и молодых 7.4
годовой цикл 7.4
ориентиры 7.4
при миграции 7.4
при послегнездовых перемещениях 11.1.1, 11.1.2, 11.1.5
способы 7.4
Откладки яиц период и см. Яйцо и Кладка
годовые вариации 9.3, 9.5
поведение 10.2.4; 12.1
сроки 9.3, 9.5; 14.1.1
Отлет 7.1; 11.1.3, 11.1.4, 11.1.6; 14.1.1
возрастные и половые вариации 7.1; 11.1.3, 11.1.4; 14.1.1
поведение 7.1
сроки 7.1; 11.1.3, 11.1.4, 11.1.6; 14.1.1

Пауза между
гнездостроением и откладкой яиц 3.2; 9.3; 10.2.4; 14.1
миграционными волнами 7.2
перед повторным гнездованием 9.5
перелетными активностями 7.2, 7.6
пиками питания 1.5, 1.10
Питание
годовой цикл 1.3; 2.7
затраты времени 1.5; 10.2.1, 10.3

затраты энергии 1.9; 2.3.4; 12.1, 12.2
максимальное потребление пищи 1.9; 2.2.2, 2.7
позы 1.1
предпочтение 1.1, 1.2
прерывистость 1.5
птенцов — см. Птенец и Выкармливание
скорость поедания 1.5
стации 1.1; 8; 10.3
строение ротового аппарата 1.1
суточные ритмы 1.10; 4.1.3
обработка насекомых 1.1
обработка семян 1.1
видовой состав 1.2
калорийность 1.0, 1.7, 1.8; 14.1.10
обилие 1.2
птенцов 1.1, 1.4; 13.6
сезонный цикл 1.3
усвояемость 1.7; 2.1, 2.2.2; 14.1.2
химический состав 1.8
Пищеварение
вариации усвоения 1.7
время наполнения пищеварительного тракта 1.5
объем тракта 1.6
продолжительность переваривания 1.6
экскременты
калорийность 14.1.10
продукция на км² 14.1.11
Плотность популяции — см. Численность
Поведение
агонистическое 5.3.3; 10.2.1, 10.2.2; 12.1
исследовательское 5.3.1; 10.1
комфорта 10.1, 10.3
контактное 5.3.2
миграционное 5.3.9; 7.1, 7.2
на зимовках 8
оборонительное 5.3.7; 10.2.7; 12.1
пищевое 1.1; 10.1, 10.3
позы
агрессивные 5.3.3.1
гнездостроения 10.2.3
доминирования 5.3.3.1
питания 1.1
подчинения 5.3.3.2, 5.3.8
самки 5.3.4; 10.2.3.
сексуальное 5.3.4; 10.2.3
стайное 5.3.2, 5.3.9; 10.2.1
терморегуляционное 2.4.1; 5.3.2; 13.1, 13.3, 13.4
территориальное 5.3.3; 10.2.1; 11.1, 11.2, 11.3
Полет
максимальная дальность 7.6
ночной 7.1
скорость 3.4; 7.1
часов в день 3.8; 7.2; 7.6; 10.1
энергия 2.3.5.3; 3.8; 7.6; 12.1
Послегнездовые кочевки
дальность 11.1.1, 11.1.5
их влияние на запечатление территории 11.3
направленность 11.1.1, 11.1.5
сроки ухода из
района гнездования 11.1.4; 14.1.1
района рождения 11.1.3; 14.1.1
Поток энергии через
взрослую птицу 2.1, 2.5, 2.7; 3.3; 12.1, 12.2, 12.3
выводок 13.12, 13.14
популяцию 14.1.9, 14.1.11
Предгнездовой период
длительность 10.2.2
образование пары 10.2.2
поведение 10.2.1.
постоянство пар 10.2.2
сроки 10.2.2
Предмиграционный период
географическая локализация 11.1.6
гиперфагия 3.7; 7.5
отложение жира 3.7, 3.8; 7.5
поведение 7.1, 7.5
состав пищи 1.3
продолжительность 7.5
Прилет
возрастные и половые вариации 7.1, 7.3; 10.2.1
поведение 10.2.1
сроки 7.1, 7.3; 14.1.1
Пролет
возрастной и половой состав 7.1
волны 7.2
годовые вариации 7.2
сроки 7.1
стаи 7.2
суточный ритм 7.1, 7.5
Продолжительность жизни
максимальная 9.6
средняя 9.6
Продукция
на км² 14.1.3, 14.1.4
на птенца 13.13
Птенец
калорийность 13.2
масса 13.1
годовые вариации 13.1
индивидуальные вариации 13.1
сезонные вариации 13.1
стандартизация в выводке 13.1
метаболизм 13
активности 13.11
базальный 13.14
влияние выводка 13.13
продуктивный 13.3

существования 13.10
терморегуляции 13.11
эффективность синтеза биомассы 13.3, 13.9
питание
калорийность пищи 1.2; 13.6
коэффициент усвоения пищи 13.7
потребление 13.5, 13.6; 14.1.5
состав пищи видовой 1.1, 1.2
химический 1.2
частота кормления 10.2.6; 13.6
поведение 5.3.8; 10.2.7; 13.1, 13.13
продолжительность роста 13.1
развитие 6.1; 13.1
критические моменты 13.14
этапы 6.1; 13.1
смертность 9.4; 11.2.2
температура тела 13.14
теплопродукция 3.3.3; 13.11, 13.14
терморегуляция 13.11
химический состав 13.2
число в выводке 9.1; 13.14
число вылетевших на самку 9.6
число на км² 14.1.2
энергия — см. Метаболизм

Расход энергии при существовании на
локомоторную активность 2.3.5.1, 2.5, 2.7; 3.5; 7.6; 12.1
позу готовности 2.3.5.2; 3.5; 12.1
полет 2.3.5.3; 3.8; 7.6; 12.1
сбор пищи 2.3.4.1; 12.1
согревание пищи и воды 2.3.4.2
терморегуляцию 2.3.3, 2.5, 2.7; 12.1
уход за собой 12.1

Смертность
биомассы 14.1.3
взрослых 9.6; 11.2.1
годовой цикл 9.7; 14.1.3
молодых 9.6; 11.2.2
птенцов 9.4; 11.2.2; 13.14
Стаи
в предгнездовой период 7.1; 10.2.1
на зимовке 8
на ночлеге 8
половой состав 8
постоянство 5.3.9; 7.1
при миграции 7.1, 7.2
при смене питания 8

Температура
выводка 13.14
гипотермии 2.5.2
гнезда 3.3.2
среды
критическая
верхняя 2.3.2, 2.5.2
нижняя 2.3.2, 2.5.2
летальная 2.5.2
многолетняя 0.1; 2.7
тела
дневная 2.5.2
летальная 2.5.2
ночная 2.5.2
Термонейтральная зона
границы 2.3.2, 2.5.2
сезонные изменения 2.3.2

Устойчивость к температуре
высокой 2.5.2; 13.14
низкой 2.2.4; 13.14

Химический состав тела
вода 4.1.4.1
годовой цикл 4.1.4
жир 4.1.4
протеины 4.1.4.1
птенцов 13.2
суточный цикл 4.1.4
углеводы 4.1.4
яйца 3.2
Холостые особи 9.6; 10.2.1; 14.1.1

Численность
взрослых 9.1; 14.1.2
гнездовая 0.4; 14.1.2
иммигрантов 11.1.3, 11.1.4; 14.1.2
многолетняя 9.7; 14.1.2
молодых 14.1.2
сезонная 14.1.2

Экологическая ниша зяблика 1.4
Энергетическая модель вида 2.1, 2.5
Энергия
большая 2.1
катаболизированная 2.1
метаболизированная 2.1, 2.5.2.7
годовой цикл 2.7
зависимость от температуры среды 2.2.1, 2.5, 2.7
определение 2.1
потенциальная 1.9; 2.2.2, 2.5.2, 2.7
потенциальная продуктивная 2.2.3, 2.7
продуктивная
брачного поведения 3.5; 12.1, 12.3
выкармливания 3.4; 12.1, 12.3
гнездостроения 3.1; 12.1, 12.3
линьки 2.7; 3.8, 3.9; 6.3, 6.5
миграции 2.7; 3.7, 3.9; 7.6
насиживания 3.3, 3.9; 12.1, 12.3
роста 13.3
синтеза яиц 3.2, 3.9; 12.1, 12.3
территориального поведения 3.5; 12.1, 12.3

специфического действия пищи
2.3.4.3, 2.5.1
существования 2.1, 2.5, 2.7
в клетке 2.2.1, 2.5.1; 12.2
в природе 2.6, 12.2
годовой цикл 2.2.1, 2.5.1, 2.7
зависимость от температуры
среды 2.2.1
компоненты 2.5.1, 2.7; 12.1
определение 2.1
терморегуляции 2.3.3, 2.5.1, 2.7
экономия 2.4
экскреторная 2.1

Яйцо
гибель 9.4; 14.1.3
калорийность 3.2; 14.1.3
масса 3.2; 14.1.3
объем 3.3.2
площадь контакта с самкой 3.3.2
поведение самки
при инкубации 3.3; 10.2.5
при откладке 3.2; 10.2.4
поверхность 3.3.2
продолжительность инкубации 9.5
продолжительность синтеза 3.2
процент неоплодотворенных 9.4
скорость остывания 3.3.2
сроки откладки 9.3, 9.5; 14.1.1
температура 3.3.2
теплоемкость 3.3.2
теплопродукция эмбриона 3.3.3
успешность вылупления 9.4; 14.1.3
химический состав 3.2
число в кладке 3.2; 9.3, 9.5; 14.1.3
число на км^2 14.1.3
число на самку 9.5
энергия синтеза 3.2, 3.9

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие 5

Особенности модельного вида, места и методов исследования (введение). *В. Р. Дольник, В. А. Паевский* 8

0.1 Место исследования (8). — 0.2. Основной метод контроля популяции (12). — 0.3. Особенности экологии питания зяблика на Куршской косе (12). — 0.4. Размеры контролируемой территории, эффективность контроля и численность исследуемой части популяции (13).

Глава 1. **Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом.** *Т. В. Дольник* 18

1.1. Локомоции и пищевое поведение (19). — 1.2. Спектр питания (25). — 1.3. Сезонный цикл питания зябликов Куршской косы (29). — 1.4. Экологическая ниша (30). — 1.5. Скорость потребления пищи (31). — 1.6. Продолжительность переваривания пищи (34). — 1.7. Коэффициент утилизации пищи (34). — 1.8. Калорийность пищи (35). — 1.9. Потенциальная энергия (36). — 1.10. Суточные ритмы питания (38).

Глава 2. **Энергетика зяблика в непродуктивные сезоны.** *В. Р. Дольник, В. М. Гаврилов* 41

2.1. Поток энергии через организм птицы и терминология (42). — 2.2. Поступление энергии (45). — 2.2.1. Энергия существования (45). — 2.2.2. Потенциальная энергия (46). — 2.2.3. Потенциальная продуктивная энергия (47). — 2.2.4. Устойчивость к низким температурам (48). — 2.3. Расход энергии (48). — 2.3.1. Базальный метаболизм (48). — 2.3.2. Границы термонейтральной зоны (49). — 2.3.3. Стандартный метаболизм (50). — 2.3.4. Расход энергии на потребление пищи (52). — 2.3.4.1. Расход энергии на сбор и механическую обработку пищи (52). — 2.3.4.2. Расход энергии на согревание потребленной пищи и воды (52). — 2.3.4.3. Энергия специфического динамического действия пищи (53). — 2.3.5. Расход энергии на активность (53). — 2.3.5.1. Расход энергии на локомоторную активность (53). — 2.3.5.2. Расход энергии в позе готовности (54). — 2.3.5.3. Расход энергии в полете (54). — 2.4. Сохраняющие энергию активности (55). — 2.4.1. Энергетический эффект терморегуляционного поведения (55). — 2.4.2. Экономящие энергию физиологические процессы (55). — 2.5. Энергетическая модель вида (56). — 2.5.1. Компоненты энер-

гии существования (56). — 2.5.2. Взаимосвязь основных показателей энергетического метаболизма (58). — 2.6. Энергия существования в клетке и в природе (61). — 2.7. Годовой цикл основных энергетических показателей зяблика (61).

Глава 3. Продуктивная энергия и продукция взрослых зябликов. *В. Р. Дольник* . . 64

3.1. Продуктивная энергия гнездостроения (65). — 3.2. Продуктивная энергия синтеза яиц (67). — 3.3. Продуктивная энергия инкубации (68). — 3.3.1. Измерение теплопроводности гнезд (69). — 3.3.2. Термометрия гнезда и кладки (70). — 3.3.3. Вычисление энергии инкубации (72). — 3.3.4. Продуктивная энергия инкубации (75). — 3.4. Продуктивная энергия выкармливания птенцов (76). — 3.5. Продуктивная энергия территориальной и брачной активности (79). — 3.6. Продуктивная энергия прибавки массы тела (80). — 3.7. Энергия миграции (82). — 3.8. Продуктивная энергия линьки (84). — 3.9. Обсуждение (86).

Глава 4. Масса и состав тела зябликов Куршской косы. *М. Л. Яблонкевич* . . 87

4.1. Масса особи (88). — 4.1.1. Диапазон изменений массы тела, половые различия (88). — 4.1.2. Возрастные изменения массы тела зябликов (89). — 4.1.3. Суточные циклы массы тела зябликов (89). — 4.1.4. Сезонные изменения массы тела зябликов (93). — 4.1.4.1. Нежирная масса тела (93). — 4.1.4.2. Жировой цикл (95). — 4.1.4.3. Влияние содержания зябликов в лабораторных условиях на массу их тела (96). — 4.1.4.4. Влияние хендлинга на массу тела зябликов (97). — 4.1.5. Регуляция массы тела зябликов (98). — 4.1.5.1. Экспериментальное доказательство регуляции массы тела (98). — 4.1.5.2. Регуляция массы тела в период миграции (99). — 4.1.5.3. Регуляция массы тела зябликов в немиграционные периоды (102). — 4.2. Динамика средней массы популяции зяблика (104). — 4.3. Калорийность биомассы зябликов (105).

Глава 5. Социальное поведение зябликов. *Т. А. Ильина* . . 107

5.1. Введение (107). — 5.2. Материал и методика (108). — 5.3. Формы поведения (108). — 5.3.1. Исследовательское поведение (109). — 5.3.2. Контактное поведение (109). — 5.3.3. Агонистическое поведение (111). — 5.3.3.1. Демонстрируемые позы (111). — 5.3.3.2. Доминантно-субординантные взаимоотношения (113). — 5.3.3.3. Индивидуальная дистанция (116). — 5.3.4. Сексуальное поведение (121). — 5.3.5. Поведение кормления (123). — 5.3.6. Поведение удаления экскрементов (124). — 5.3.7. Эпимелетическое поведение (126). — 5.3.8. Эт-эпимелетическое поведение (126). — 5.3.9. Аллеломиметическое поведение (127). — 5.4. Выводы (129).

Глава 6. Линька зябликов Куршской косы. *Н. В. Виноградова* 131

6.1. Формирование ювенильного оперения (132). — 6.2. Постювенильная линька (133). — 6.3. Послебрачная линька (136). — 6.4. Регуляция циклов линьки (139). — 6.5. Метаболизм линяющих зябликов (140). — 6.6. Линька в популяции зябликов Куршской косы (141). — 6.7. Состояние оперения транзитных зябликов на Куршской косе (143).

Глава 7. Миграции зябликов на Куршской косе. *М. Е. Шумаков, Л. В. Соколов* 144

7.1. Общие сведения (145). — 7.2. Динамика пролета (149). —

7.3. Пролетные пути зябликов, мигрирующих через Куршскую косу (152). — 7.4. Ориентация и факторы, используемые для определения миграционного направления (155). — 7.5. Формирование и контроль осеннего миграционного состояния (157). — 7.6. Расход энергии на миграцию (160).

Глава 8. Зимовки зябликов. *Д. С. Люлеева* 162

Глава 9. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным. *В. А. Паевский* . . . 165

9.1. Плотность гнездящейся популяции (166). — 9.2. Расположение гнезд (169). — 9.3. Сроки откладки яиц и размеры кладок (171). — 9.4. Выживаемость потомства в период насиживания и выкармливания (173). — 9.5. Средние и предельные сроки и продолжительность гнездования (174). — 9.6. Смертность и возрастно-половой состав изучаемой популяции (178). — 9.7. Многолетняя и сезонная динамика численности популяции (186).

Глава 10. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период. *Т. А. Ильина* 191

10.1. Материал и методика (191). — 10.2. Поведение в различные фазы гнездового периода (198). — 10.2.1. Предгнездовая фаза (198). — 10.2.2. Формирование пар (204). — 10.2.3. Фаза гнездостроения (205). — 10.2.4. Фаза откладки яиц (208). — 10.2.5. Фаза насиживания (208). — 10.2.6. Фаза выкармливания птенцов (209). — 10.2.7. Послегнездовая фаза (211). — 10.3. Непродуктивное поведение (212). — 10.4. Обсуждение (213).

Глава 11. Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе. *Л. В. Соколов* 215

11.1. Послегнездовые перемещения молодых и взрослых зябликов (216). — 11.1.1. Кочевки выводков с родителями (216). — 11.1.2. Кочевки молодых зябликов после распадения выводков (217). — 11.1.3. Сроки ухода молодых зябликов из района рождения (218). — 11.1.4. Сроки ухода взрослых зябликов из района гнездования (218). — 11.1.5. Дальность и направленность перемещений местных зябликов во второй половине лета (222). — 11.1.6. Уход из района гнездования и рождения и линька зябликов (223). — 11.2. Возвращение взрослых и молодых зябликов на места рождения и прежнего гнездования (225). — 11.2.1. Возвращение на места прежнего гнездования взрослых птиц (225). — 11.2.2. Возвращение на места рождения молодых птиц (225). — 11.3. Сроки образования территориальных связей с местом будущего гнездования у зябликов Куршской косы (226).

Глава 12. Бюджет энергии свободноживущих зябликов в гнездовой период. *В. Р. Дольник, Т. А. Ильина* . 229

12.1. Бюджеты энергии в течение гнездового цикла (231). — 12.2. Расход энергии на себя (энергия существования) в гнездовой период (231). — 12.3. Расход энергии на размножение (236).

Глава 13. Рост, развитие и энергетика птенцов зяблика. *В. Р. Дольник, М. Л. Яблонкевич* . 240

13.1. Рост массы тела (243). — 13.2. Состав и калорийность тела птенцов (248). — 13.3. Продукция и продуктивная энергия роста (249). — 13.4. Базальный метаболизм (249). — 13.5. Потребление пищи и большая энергия (251). — 13.6. Потребление пищи в естественных условиях (253). — 13.7.

Коэффициент утилизации пищи (254). — 13.8. Метаболизированная энергия (255). — 13.9. Энергетическая цена синтеза биомассы (255). — 13.10. Энергия существования (256). — 13.11. Энергия терморегуляции и активности (256). — 13.12. Энергетический баланс (257). — 13.13. Эффект группы (258). — 13.14. Тепловой баланс выводка (258). — 13.15. Выводы (261).

Глава 14. Поток энергии через популяцию зябликов Куршской косы и эффективность моделирования его. *В. Р. Дольник* 263

14.1. Численность, структура и энергетика популяции (265). — 14.1.1. Модель фенологических сукцессий в популяции (265). — 14.1.2. Модель плотности и структуры популяции (265). 14.1.3. Расчет отмершей биомассы (269). — 14.1.4. Расчет живой продукции (269). — 14.1.5. Расчет потребления энергии птенцами (269). — 14.1.6. Расчет потребления энергии для поддержания существования (270). — 14.1.7. Расчет энергии терморегуляции (271). — 14.1.8. Расчет продуктивной энергии размножения и линьки (271). — 14.1.9. Поток усвоенной энергии в популяции (270). — 14.1.10. Потребление энергии и пищи (271). — 14.1.11. Воздействие на экосистему (271). — 14.2. Сравнение рассчитанного нами потока энергии в популяции с результатами, получаемыми при применении различных моделей (272). — 14.2.1. Модель Кенди, Дольника, Гаврилова (Kendeigh, Dolnik, Gavrilov, 1977) (272). — 14.2.2. Модель Кинга (King, 1974) (272). — 14.2.3. Модель Уттера (Utter, 1971) (272). — 14.2.4. Модель Риклефса (Ricklefs, 1974) (272). — 14.2.5. Модель Дольника (1971а) (274). — 14.3. Обсуждение (274).

Литература 276

Предметный указатель 288

CONTENTS

Page

Preface 5

Main outlines of the model species, territory and methods of investigations (introduction). *V. R. Dolnik, V. A. Payevsky* 8
0.1. Study area (8). — 0.2. Main method of population monitoring (12). — 0.3. Outlines of the chaffinch feeding at the Kurische Nehrung (12). — 0.4. Size of monitoring territory, efficiency of controls and population numbers (13).

Chapter 1. Feeding behaviour and food utilization in the chaffinch. *T. V Dolnik* 18
1.1. Locomotions and feeding behaviour (19). — 1.2. Food composition (25). — 1.3. Seasonal cycle of feeding of the chaffinches at the Kurische Nehrung (29). — 1.4. Ecological niche (30). — 1.5. Rate of food intake (31). — 1.6. Duration of food digestion (34). — 1.7. Metabolizable energy coefficients (34). — 1.8. Caloric value of food (35) — 1.9. Potential energy (36). — 1.10. Daily rhythm of feeding (38).

Chapter 2. Energetics of the chaffinch during non-productive seasons. *V R. Dolnik, V M. Gavrilov* . 41
2.1. Energy flow through a bird and terminology (42). — 2.2. Energy income (45). — 2.2.1. Existence energy (45). — 2.2.2. Potential energy (46). — 2.2.3. Potential productive energy (47). — 2.2.4. Tolerance to low ambient temperatures (48). — 2.3. Energy expenditure (48). — 2.3.1. Basal metabolic rate (48). — 2.3.2. Limits of thermoneutral zone (49). — 2.3.3. Standard metabolic rate (50). — 2.3.4. Energy cost of food consumption (52). — 2.3.4.1. Energy costs of food collection and mechanical treatment (52). — 2.3.4.2. Energy cost of food and water upwarming (52). — 2.3.4.3. Energy of specific dynamic action (SDA) (53). — 2.3.5. Energy costs of activities (53). — 2.3.5.1. Energy cost of pedal locomotion (53). — 2.3.5.2. Energy cost of alert-posture (54). — 2.3.5.3. Energy cost of flight (54). — 2.4. Energy-conserving activities (55). — 2.4.1. Energy effect of termoregulatory behaviour (55). — 2.4.2. Energy-conserving physiological actions (55). — 2.5. Energy model of species (56). — 2.5.1. Components of the existence energy (56). — 2.5.2. Relationship between major indicies of energy metabolism'(58). — 2.6. Existence energy in caged and wild birds (61). — 2.7. Annual cycles of major energetical indicies (61).

Chapter 3. **Productive energy and production in the adult chaffinch.** *V R. Dolnik* . . 64
3.1. Productive energy of nest-building (65). — 3.2. Productive energy of egg-synthesis (67). — 3.3. Productive energy of incubation (68). — 3.3.1. Thermal conductance of nest (69). — 3.3.2. Thermometry of nest and clutch (70). — 3.3.3. Calculation of the energy cost of incubation (72). — 3.3.4. Productive energy of the incubation (75). — 3.4. Productive energy of the nestling feeding (76). — 3.5. Productive energy of the territorial and mate activities (79). — 3.6. Productive energy of the body mass increase (80). — 3.7. Energy of the migration (82). — 3.8. Productive energy of the moult (84). — 3.9. Discussion (86).

Chapter 4. **Chaffinches body mass and composition at the Kurische Nehrung.** *M. L. Yablonkevich* . 87
4.1. Chaffinch body mass (88). — 4.1.1. Body mass variations and sexual differences (88). — 4.1.2. Age body mass variations (89). — 4.1.3. Circadian rhythms of chaffinches body mass (89). — 4.1.4. Seasonal variations of the chaffinches body mass (93). — 4.1.4.1. Lean body mass (93). — 4.1.4.2. Annual body mass cycle (95). — 4.1.4.3. Body mass of caged chaffinches (96). — 4.1.4.4. Effect of handling on body mass (97). — 4.1.5. Body mass regulation (98). — 4.1.5.1. Experimental evidence of the body mass regulation (98). — 4.1.5.2. Body mass regulation during migratory periods (99). — 4.2. Changes of the mean body mass of chaffinches (104). — 4.3. Caloric value of the chaffinches biomass (105).

Chapter 5. **Social behaviour of chaffinches.** *T. A. Ilyina* 107
5.1. Introduction (107). — 5.2. Material and methods (108). — 5.3. Forms of behaviour (108). — 5.3.1. Investigative behaviour (109). — 5.3.2. Contactual behaviour (109). — 5.3.3. Agonistic behaviour (111). — 5.3.3.1. Demonstrated postures (111). — 5.3.3.2. Dominant-subordinant relations (113). — 5.3.3.3. Individual distance (116). — 5.3.4. Sexual behaviour (121). — 5.3.5. Ingestive behaviour (123). — 5.3.6. Eliminative behaviour (124). — 5.3.7. Epimeletic behaviour (126). — 5.3.8. Et-epimeletic behaviour (126). — 5.3.9. Allelomimetic behaviour (127). — 5.4. Summary (129).

Chapter 6. **Moult in the chaffinch at the Kurische Nehrung.** *N. V Vinogradova* . . . 131
6.1. Development of the juvenile feathers (132). — 6.2. Postjuvenal moult (133). — 6.3. Postnuptial moult (136). — 6.4. Regulations of moult cycles (139). — 6.5. Metabolism in the moulting chaffinch (140). — 6.6. Moult in the local chaffinch population at the Kurische Nehrung (141). — 6.7. Feather's state in chaffinches migrating through the Kurische Nehrung (143).

Chapter 7. **Migrations of chaffinches through the Kurische Nehrung.** *M. E. Shumakov, L. V Sokolov* . . . 144
7.1. General considerations (145). — 7.2. Passage dynamics (149). — 7.3. Pathways of chaffinches, migrating through the Kurische Nehrung (152). — 7.4. Orientation and factors used for determination of the migratory direction (155). — 7.5. Development and control of the autumn migratory state (157). — 7.6. Energy requirements for migration (160).

Chapter 8. **The winter quarters of the chaffinches.** *D. S. Lyuleeva* 162

Chapter 9. Reproduction and demography of the chaffinches at the Kurische Nehrung according to twenty-years data. *V A. Payevsky* . . 165

9.1. Population density (166). — 9.2. Distribution of the nests (169). — 9.3. The terms of egg-laying and the clutch size (171). — 9.4.Losses of eggs and nestlings (173). — 9.5. Average and extreme terms of breeding (174). — 9.6. Survival and age-sex structure of the population (178). — 9.7. Seasonal and annual dynamics of population numbers (186).

Chapter 10. The time budget and behaviour of the chaffinch during the nest period. *T A. Ilyina* . 191

10.1. Material and methods (191). — 102. Behaviour during successive phases of the nest period (198). — 10.2.1. Prenesting phase (198). 10.2.2. Pair formation phase (204). — 10.2.3. Nest-building phase (205). — 10.2.4. Egg-laying phase (208). — 10.2.5. Incubation phase (208). — 10.2.6. Nestling phase (209). — 10.2.7. Fledgeling phase (211). — 10.3. Non-productive behaviour (212). — 10.4. Discussion (213).

Chapter 11. Postbreeding movements and fidelity to birth regions of the chaffinches at the Kurische Nehrung. *L. V Sokolov* . 215

11.1. Postbreeding movements of the juveniles and adults chaffinches (216). — 11.1.1. Postfledging movements of the fledgelings together with parents (216). — 11.1.2. Postbreeding movements of the juvenile chaffinches after desintegration of the brood (217). — 11.1.3. Calendar dates of departures of the juvenile chaffinches out of birthplace (218). — 11.1.4. Calendar dates of departures of the adult chaffinches out of nesting place (218). — 11.1.5. Distances and directions of postbreeding movements of the local chaffinches during second part of the summer (222). — 11.1.6. Departures out of nesting place and birthplace and moult of the chaffinches (223). — 11.2. Returning of the juvenile and adult chaffinches to the birthplace and nesting place (225). — 11.2.1. Returning of the adult chaffinches to the place of previous breeding (225). — 11.2.2. Returning of the juvenile chaffinches to the birthplace (225). — 11.3. Time of the formation of territorial connections with the future nesting place in the chaffinches at the Kurische Nehrung (226).

Chapter 12. Energy budgets of wild chaffinches during breeding period. *V. R. Dolnik, T. A. Ilyina* 229

12.1. Daily energy budgets during nest cycle (231). — 12.2. Energy requirements for the self-maintenance (existence energy) during nest period (231). — 12.3. Energy requirement for breeding (236).

Chapter 13. Growth, development and energetics of nestlings chaffinches. *V R. Dolnik, M. L. Yablonkevich* . 240

13.1. Increase of body mass (243). — 13.2. Major composition and caloric value of nestling body mass (248). — 13.3. Production and productive energy of growth (249). — 13.4. Basal metabolic rate (249). — 13.5. Food consumption and gross energy intake (251). — 13.6. Food consumption in natural habitat (253). — 13.7. Metabolizable energy coefficient (254). — 13.8. Metabolized energy (255). —13.9. Energy cost of biomass synthesis (255). — 13.10. Existence energy (256). — 13.11. Energy of thermoregulation and activity (256). — 13.12. Energy balance (257). — 13.13. Effect of brood (258). — 13.14. Heat balance of brood (258). — 13.15. Summary (261).

Chapter 14. The energy flow through the Kurische Nehrung chaffinch population and effectivity of its modeling. *V. R. Dolnik* 263

14.1. Population numbers, structure and energetics (265). — 14.1.1. Model of phenological successions in population (265). — 14.1.2. Model of population density and structure (265). — 14.1.3. Calculation of dead biomass (269). — 14.1.4. Calculation of live production (269). — 14.1.5. Calculation of energy consumption by nestlings (269). — 14.1.6. Calculation of the energy requirement for existence (270). — 14.1.7. Calculation of the energy requirement for thermoregulation (270). — 14.1.8. Calculation of productive energy for breeding and moult (271). — 14.1.9. The flow of the metabolized energy through population (271). — 14.1.10. Consumption of energy and food (271). — 14.1.11. Impact on the ecosystem (271). — 14.2. A comparison between the energy flow through population and energy flow according various models (272). — 14.2.1. Model by Kendeigh, Dolnik and Gavrilov (1977) (272). — 14.2.2. Model by King (1974) (272). — 14.2.3. Model by Utter (1971) (272). — 14.2.4. Model by Ricklefs (1974) (272). — 14.2.5. Model by Dolnik (1971a) (274). — 14.3. Discussion (274).

References 276

Object index 288

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЗЯБЛИКА

В серии: Труды Зоологического института АН СССР.
Том 90

Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства Е. И. Васьковская
Художник Д. С. Данилов
Технический редактор Р. А. Кондратьева
Корректоры Г. А. Александрова, С. И. Семиглазова и К. С. Фридлянд

ИБ № 20180

Сдано в набор 10.08.81. Подписано к печати 11.03.82. М-26359. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 19= =19 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 19. Уч.-изд. л. 20.65. Тираж 1350. Изд. № 7719. Тип. зак. № 634. Цена *3 р. 50 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия,

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»**

*Для получения книг почтой
просим заказы направлять по адресу:*

117192 Москва, В-192, Мичуринский пр., 12,
магазин «Книга — почтой»
Центральной конторы «Академкнига»;

197345 Ленинград, П-345, Петрозаводская ул., 7,
магазин «Книга — почтой»
Северо-Западной конторы «Академкнига»
или в ближайший магазин
«Академкнига»,
имеющий отдел «Книга — почтой»

Адреса магазинов «Академкнига»

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 («Книга — почтой»);
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13;
320005 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 («Книга — почтой»);
335009 Ереван, ул. Туманяна, 31
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289;
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252030 Киев, ул Пирогова, 2;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
252030 Киев, ул. Пирогова, 4 («Книга — почтой»);
277001 Кишинев, ул. Пирогова, 28 («Книга — почтой»);
343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1;
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 («Книга — почтой»);
192104 Ленинград, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
199034 Ленинград, 9 линия, 16;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 («Книга — почтой»);
103009 Москва, ул. Горького, 8;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 («Книга — почтой»);
142292 Пущино Московской обл., МР «В» 1;
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга — почтой»);
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 («Книга — почтой»);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 («Книга — почтой»);
450025 Уфа, Коммунистическая ул., 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 («Книга — почтой»);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 («Книга — почтой»).